This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online.

It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover.

Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you.

Usage guidelines

Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying.

We also ask that you:

+ *Make non-commercial use of the files* We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for personal, non-commercial purposes.

+ *Refrain from automated querying* Do not send automated queries of any sort to Google's system: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help.

+ *Maintain attribution* The Google "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it.

+ *Keep it legal* Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe.

About Google Book Search

Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at `http://books.google.com/`

Über dieses Buch

Dies ist ein digitales Exemplar eines Buches, das seit Generationen in den Regalen der Bibliotheken aufbewahrt wurde, bevor es von Google im Rahmen eines Projekts, mit dem die Bücher dieser Welt online verfügbar gemacht werden sollen, sorgfältig gescannt wurde.

Das Buch hat das Urheberrecht überdauert und kann nun öffentlich zugänglich gemacht werden. Ein öffentlich zugängliches Buch ist ein Buch, das niemals Urheberrechten unterlag oder bei dem die Schutzfrist des Urheberrechts abgelaufen ist. Ob ein Buch öffentlich zugänglich ist, kann von Land zu Land unterschiedlich sein. Öffentlich zugängliche Bücher sind unser Tor zur Vergangenheit und stellen ein geschichtliches, kulturelles und wissenschaftliches Vermögen dar, das häufig nur schwierig zu entdecken ist.

Gebrauchsspuren, Anmerkungen und andere Randbemerkungen, die im Originalband enthalten sind, finden sich auch in dieser Datei – eine Erinnerung an die lange Reise, die das Buch vom Verleger zu einer Bibliothek und weiter zu Ihnen hinter sich gebracht hat.

Nutzungsrichtlinien

Google ist stolz, mit Bibliotheken in partnerschaftlicher Zusammenarbeit öffentlich zugängliches Material zu digitalisieren und einer breiten Masse zugänglich zu machen. Öffentlich zugängliche Bücher gehören der Öffentlichkeit, und wir sind nur ihre Hüter. Nichtsdestotrotz ist diese Arbeit kostspielig. Um diese Ressource weiterhin zur Verfügung stellen zu können, haben wir Schritte unternommen, um den Missbrauch durch kommerzielle Parteien zu verhindern. Dazu gehören technische Einschränkungen für automatisierte Abfragen.

Wir bitten Sie um Einhaltung folgender Richtlinien:

+ *Nutzung der Dateien zu nichtkommerziellen Zwecken* Wir haben Google Buchsuche für Endanwender konzipiert und möchten, dass Sie diese Dateien nur für persönliche, nichtkommerzielle Zwecke verwenden.

+ *Keine automatisierten Abfragen* Senden Sie keine automatisierten Abfragen irgendwelcher Art an das Google-System. Wenn Sie Recherchen über maschinelle Übersetzung, optische Zeichenerkennung oder andere Bereiche durchführen, in denen der Zugang zu Text in großen Mengen nützlich ist, wenden Sie sich bitte an uns. Wir fördern die Nutzung des öffentlich zugänglichen Materials für diese Zwecke und können Ihnen unter Umständen helfen.

+ *Beibehaltung von Google-Markenelementen* Das "Wasserzeichen" von Google, das Sie in jeder Datei finden, ist wichtig zur Information über dieses Projekt und hilft den Anwendern weiteres Material über Google Buchsuche zu finden. Bitte entfernen Sie das Wasserzeichen nicht.

+ *Bewegen Sie sich innerhalb der Legalität* Unabhängig von Ihrem Verwendungszweck müssen Sie sich Ihrer Verantwortung bewusst sein, sicherzustellen, dass Ihre Nutzung legal ist. Gehen Sie nicht davon aus, dass ein Buch, das nach unserem Dafürhalten für Nutzer in den USA öffentlich zugänglich ist, auch für Nutzer in anderen Ländern öffentlich zugänglich ist. Ob ein Buch noch dem Urheberrecht unterliegt, ist von Land zu Land verschieden. Wir können keine Beratung leisten, ob eine bestimmte Nutzung eines bestimmten Buches gesetzlich zulässig ist. Gehen Sie nicht davon aus, dass das Erscheinen eines Buchs in Google Buchsuche bedeutet, dass es in jeder Form und überall auf der Welt verwendet werden kann. Eine Urheberrechtsverletzung kann schwerwiegende Folgen haben.

Über Google Buchsuche

Das Ziel von Google besteht darin, die weltweiten Informationen zu organisieren und allgemein nutzbar und zugänglich zu machen. Google Buchsuche hilft Lesern dabei, die Bücher dieser Welt zu entdecken, und unterstützt Autoren und Verleger dabei, neue Zielgruppen zu erreichen. Den gesamten Buchtext können Sie im Internet unter `http://books.google.com` durchsuchen.

E 24 45

Per. 1891 d. 61

MITTHEILUNGEN

AUS DEM

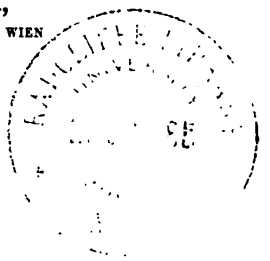
EMBRYOLOGISCHEN INSTITUTE

DER

K. K. UNIVERSITÄT IN WIEN.

VON

Dr. S. L. SCHENK,
PROFESSOR AN DER K. K. UNIVERSITÄT IN WIEN



NEUE FOLGE. 1. HEFT.

Mit 3 Tafeln und 3 Holzschnitten.

WIEN UND LEIPZIG.
URBAN & SCHWARZENBERG.
1885.

Inhalt.

Pag.

I. **Zur Lehre über die Bildung der Nervenendigungen.** Von Prof. G. Asp in Helsingfors. (Aus dem Institute für Embryologie der Wiener Universität.) (Mit einer Tafel) 1

II. **Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Kaumuskulatur.** Von Dr. Julius Kaczander. (Mit einer Tafel) 17

III. **Untersuchung über Herz, Pericard, Endocard und Pericardialhöhle.** Von Albert Blaschek, med. cand. (Mit 3 Holzschnitten.) . . 33

IV. **Die Niere im frühen Stadium des Embryonallebens.** Von Dr. A. Kallay in Karlsbad. (Mit einer Tafel) 51

I.

Zur Lehre über die Bildung der Nervenendigungen.

Von

Prof. G. Asp in Helsingfors.

(Aus dem Institute für Embryologie der Wiener Universität.)

(Mit einer Tafel.)

Die Lehre über die Entwicklung des Nervensystems ist im Verlaufe der letzten Jahre in eine Phase gelangt, die wesentlich in mancher Beziehung erweitert und bereichert wurde. Es ist wohl jede Gruppe von Organen und Systemen durch die Entfaltung der Thätigkeit in der Embryologie berücksichtigt worden, doch fiel hievon das Meiste dem Gebiete des Nervensystemes zu. Zunächst deshalb, weil das Nervensystem von seiner frühesten Anlage leicht zugänglich ist, ferner, weil die Fortschritte in der Anatomie desselben es erheischten, dass zur Aufklärung einiger Facta die Entwicklungsgeschichte in Anspruch genommen wurde. Ueber das centrale Nervensystem, die Cerebrospinalganglien und die Ganglien des Sympathicus belehrt uns die Literatur der letzten Jahre ausführlicher. Der feinere Bau dieser Abschnitte, die Verbindungsbahnen im Gehirn und Rückenmarke, kurz manche Detailangaben über die Entwicklung der Projectionsfasern verschiedener Ordnung im Central-Nervensysteme sind mehr weniger der mannigfachen Bearbeitung unterzogen worden, nur die Entwicklung der peripheren Nervenendigungen blieben in dieser Beziehung vernachlässigt.

Ueber die Entwicklung des Central-Nervensystems liegen uns ausführlichere Arbeiten in den grösseren Werken von Mihálkovics[1]), Ludwig Löwe[2]) und mehreren Anderen vor.

Die Lehre über die Entwicklung der Ganglien des Cerebrospinalsystems und jener des Sympathicus ist auf die Mittheilungen von Hensen[3]), Schenk[4]) und Balfour[5]) zu verweisen. Ueber die Bildung der Ganglien des Sympathicus spricht Schenk und Birdsall[6]), wobei diese als aus den Ganglien des Cerebrospinalsystems hervorgegangen betrachtet werden. Ueber die Anlage und die Entwicklung der peripheren Nervenendigungen sind die Angaben sehr spärlich in der Literatur zerstreut. Im Allgemeinen wird von den Embryologen hierüber Folgendes angegeben.

Von dem Axialtheile der Elemente des äusseren Keimblattes schnüren sich bei der Bildung des Nervensystems die Elemente ab, welche als peripherer Theil des äusseren Keimblattes bezeichnet werden. Diese werden zum grössten Theile zur Verwendung bei der Bildung der Epidermidal- und Horngebilde des Thierleibes einbezogen.

Ein Theil derselben dient für die Anlage der peripheren Endgebilde des Nervensystems. So beispielsweise werden die Endigungen im Geruchsorgane, die Endgebilde, die zur Schallempfindung im Labyrinthe vorhanden sind, aus dem peripheren Theile des äusseren Keimblattes hervorgehen, welche im embryonalen Zustande zur Auskleidung des Geruchgrübchens dienen.

---

[1]) Mihálkovics, Entwicklungsgeschichte des Gehirns, nach Untersuchungen an höheren Wirbelthieren und den Menschen. Leipzig, gr., IV, 196 Seiten, 7 Tafeln, 1877.

[2]) Ludwig Löwe, Beiträge zur Anatomie und zur Entwicklungsgeschichte des Nervensystems der Säugethiere und des Menschen. I. B.: Die Morphogenesis des centralen Nervensystems. Fol., Berlin 1880, X, 126 Seiten, 18 Tafeln.

[3]) Hensen V., Beobachtungen über die Befruchtung und Entwicklung des Kaninchens und Meerschweines. I., II. Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte, Bd. I.

[4]) J. L. Schenk, Die Entwicklungsgeschichte der Ganglien und des Lobus electricus. LXXIV. Bd. d. Sitzb. d. k. Akad. d. Wissensch., III. Abth., Juniheft, Jahrg. 1876.

[5]) Balfour F. M., Treatise on Comparative. Embryologie. Vol. I, II, London 1880/81.

[6]) Schenk und Birdsall, Ueber die Lehre von der Entwicklung der Ganglien des Sympathicus. Mittheilungen aus dem embryologischen Institute der k. k. Universität in Wien von S. L. Schenk, Heft III, S. 213, 1878.

Die Bildung jener peripheren Elemente, die zur Empfindung des Leuchtenden dienen, die zwar dem axialen Theile des äusseren Keimblattes angehören, sind aus diesem nach der Peripherie hinaus verschobene Elemente und geben sämmtliche Schichten der Retina inclusive der Zapfen- und Stäbchenschichte. Für die in der allgemeinen Decke und in Schleimhäuten befindlichen peripheren Nervenendigungen ist nur bis auf wenige Angaben ihr Ursprung aus dem peripheren Theile des Ectoderms erschlossen worden. Theilweise war es die Schwierigkeit in dem Herbeischaffen des Materials, theilweise die Zartheit der Elemente, die überdies in den ersten Stadien der Entwicklung keine ihrer späteren Bestimmung entsprechenden charakteristischen Merkmale tragen. Nur die zusammenhängende Reihenfolge der Veränderungen von den primitivsten Stadien angefangen bis zur Ausbildung der fertigen Nervenendigung führen zu der Ueberzeugung, dass diesen die ersten beobachteten Formen entsprechen.

Zum Studium der Bildung der peripheren Nervenendigungen konnte ich mich aus den oben angeführten Gründen weniger entschliessen, ein Materiale zu verwenden, welches menschlichen Embryonen entnommen wurde, da dasselbe frisch und nach Stadien geordnet nothwendig ist. Dagegen ist der Schnabel der Ente ein hiezu willkommenes Materiale, welches ich für die vorliegende Arbeit verwendet habe. Die Methode der Untersuchung war theilweise die Durchschnittsmethode, theilweise waren es blos gelöste Elemente, welche die fraglichen Terminalkörperchen bildeten, die wir der Beobachtung unterzogen haben. Diese Körperchen sind im vollendeten entwickelten Zustande von einer Reihe von Autoren genau untersucht worden. Ihr Bau einerseits verglichen mit dem der als Nervenendigungen bekannten Gebilde, andererseits der nachgewiesene Zusammenhang dieser Körperchen mit den Nervenfasern lässt es ohne jeden Zweifel mit Bestimmtheit feststellen, dass diese Gebilde zu den Terminalgebilden des Nervensystems zu zählen sind.

Diese Gebilde im vollendeten Zustande sind in den letzten Jahren Gegenstand vielfacher Beschreibung geworden. Axel Key[1]) und Retzius bezeichnen Herbst als denjenigen, der diese Körperchen zum ersten Male beschrieben hat. Diese Autoren beschreiben eingehend die Anatomie dieser Körperchen, ferner sind die Arbeiten

[1]) Axel Key und Retzius G., Studien in der Anatomie des Nervensystems. Stockholm 1876, B. II.

von Merkel[1]), Asper[2]), Ranvier[3]), Hesse[4]), Couty[5]), Waldeyer[6]), Krause[7]) und mehrere andere. Besonders bemerkenswerth sind die Angaben von Merkel, der wiederholt über die Anatomie dieser Körperchen geschrieben, und es stellte sich zwischen ihm und Ranvier bezüglich des Verhaltens der Terminalfaser zu den Endzellen eine Controverse heraus, die darauf hinausgeht, dass nach Merkel die Terminalfaser bis in die Zelle reicht, während Ranvier dieselbe an die Zelle anliegend mit schalenförmiger Umhüllung endigen lässt.

So reichhaltig als die Literatur des fertigen Organs ist, ebenso spärlich sind die vorliegenden Arbeiten über die Genese dieses Abschnittes. Arndt R.[8]) bringt kurzgefasst über die Entwicklung der Pacini'schen Körperchen Folgendes: Ein Pacini'sches Körperchen ist ein Product aus der Adventitia der Gefässe. Er scheint damit höchst wahrscheinlich nur den bindegewebigen Antheil berücksichtigt zu haben, welcher die Nervenendigung constituiren hilft. Es ist doch sehr schwer anzunehmen, dass ein Körperchen, wie ein Pacini'sches, welches nicht nur aus Elementen, die das Bindegewebe liefern, besteht, sondern, da in demselben auch anderweitige Elementargebilde enthalten sind, deren Ursprung mit dem des Bindegewebes kein gemeinschaftlicher ist auf diese Weise entstanden wäre. Kraus[9]) lässt die Meissner-

[1]) Merkel Fr., Ueber die Endigung der sensiblen Nerven in der Haut. Göttinger Nachrichten, 24 Febr., Nr. 5, S. 123. — Ferner Merkel Fr., Tastzellen und Tastkörperchen bei den Hausthieren und beim Menschen. Archiv für mikroskopische Anatomie, XI, S. 636.

[2]) Asper, Die Tastorgane in Vogelzungen. Centralblatt für die medicinischen Wissenschaften, Nr. 9. 1876.

[3]) Ranvier L., De la terminaison des nerfs dans le corpuscules du toit. Compt. LXXXV, Nr. 22, p. 1020.

[4]) Hesse Fr., Ueber die Tastkugeln des Entenschnabels. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anatomische Abtheilung, S. 288.

[5]) Couty L., Les terminaisons des nerfs dans la peau. Thèse de Paris 1878.

[6]) Waldeyer, Ueber die Endigungsweise der sensiblen Nerven. Nach Untersuchung von Dr. V. Inquierdo mitgetheilt. Archiv für mikroskopische Anatomie, Bd. XVII, p. 367.

[7]) Krause W., Die Nervenendigung innerhalb der terminalen Körperchen. Archiv für mikroskopische Anatomie, Bd. 19, 1. Heft, S. 53—137.

[8]) Arndt R., Was sind Pacini'sche Körperchen? Virchov's Archiv, 65. Bd., S. 131.

[9]) Kraus, Sitzungsbericht. Bd. 78, pag. 55. Ueber den feineren Bau der Meissner'schen Tastkörperchen. 1878. (Aus dem physiologischen Institute der Wiener Universität.)

schen Körperchen aus dem peripheren Theile des äusseren Keimblattes hervorgehen und findet, dass die Nervenfäden, welche sich auch dichotomisch theilen, um Zellen gelagert sind. Hesse[1]) gibt neben der ausführlichen Beschreibung auch einige Andeutungen über die Bildungsweise. Er findet neben den fertigen und vor ihm gekannten Nervenendigungen am Entenschnabel sogenannte kleine Tastkugeln. Es sind dies Zellenhaufen, die öfters neben den ausgebildeten Formen vorkommen. Auch zu diesen treten Nerven hinzu. Er stellt ferner die Vermuthung auf, dass sich die sogenannten Deckzellen, das sind jene Zellen, zwischen welche der Nerv tritt, aus dem Epithel entwickeln.

Izquierdo O.[2]) beschäftigte sich unter der Anleitung von Waldeyer mit der Histologie und der Entwicklungsweise dieser Körperchen in der Zunge der Ente und berücksichtigte hierbei eine Reihe von anderen Nervenendigungen in der Entwicklung. Bezüglich letzterer wurde hervorgehoben, dass ihre erste Anlage in abgeschnürten Stücken der Epitheldecke besteht.

An jenen Nervenendigungen, die mit Endkolben aufhören, werden diese durch Verschmelzung von Zellen gebildet. Die Arbeiten von Izquierdo wurden von W. Krause[3]) wiederholt. Er bezog dieselben vorwiegend mit Rücksicht auf die Entwicklungsweise, auf jene Art der Körperchen, welche von Vielen als Grandry'sche[4]) Körperchen beschrieben werden und welche auch Krause Grandry'sche Körperchen nennt.

Da man in den letzten Jahren sich mehrfach einigte, diese Körperchen, wenn sie einfache Tastscheiben darstellen, mit dem Namen der Merkel'schen Körperchen zu bezeichnen, so wollen wir im Verlaufe der weiteren Beschreibung dieselben unter diesem Namen anführen, während wir die anderen Körperchen, die mehr Aehnlichkeit mit den sogenannten Pacini'schen Körperchen besitzen und im Entenschnabel vorkommen, in Uebereinstimmung mit W. Krause[5]) als Key-Retzius'sche Körperchen bezeichnen.

[1]) Hesse Fr., Ueber die Tastkörperchen des Entenschnabels. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anatomische Abtheilung 1878.

[2]) Izquierdo O., Beiträge zur Kenntniss der Endigung der sensiblen Nerven. Strassburg, Inaugural-Dissert. 1879.

[3]) W. Krause, Archiv für mikroskopische Anatomie. 19. Bd.

[4]) Grandry, Sur le corpuscules de Pacini. Journal de l'anatomie et de la physiologie par Robin. VI, 1869, S. 393.

[5]) W. Krause l. c.

Ueber die Bildung der Nervenendigungen liegt uns noch eine Abhandlung von Ranvier[1]) vor. Bei neugeborenen Menschen bilden die Nerven in der Haut Verzweigungen, welche in der Hohlhand und im Finger bis unterhalb der tiefsten Zellen des Rete Malpighii reichen. Sie bilden hier baumartige Verzweigungen, die gleichsam, wie durch einen Druck von unten zusammengedrückt werden. Die zusammengedrückten Endverzweigungen stellen die ersten Tastkörperchen dar (Meissner'sche Tastkörperchen). Zu diesen gesellen sich kleine Anhäufungen von Zellen, welche die baumartigen Nervenverzweigungen umgeben. Ist die Entwicklungsthätigkeit begrenzt, so ist ein lobè des corpuscules gebildet, welcher in diesem Zustande einlappig bleibt oder durch Hinzutreten anderer Lappen mehrlappig werden kann. Die Nervenfasern werden von Zellen umgeben, die später der Atrophie anheimfallen.

Die vorliegende Zusammenstellung der Literatur bildet den Ausgangspunkt zu unseren folgenden Beschreibungen über die Bildungsweise der beiden Arten von Körperchen, welche im Entenschnabel bisher gefunden wurden. Die Zeit, wann diese Körperchen auftreten, fällt im Allgemeinen in die zweite Entwicklungshälfte des Enteneis während der Bebrütung. Da man im Allgemeinen weiss, was schon v. Baer hervorgehoben hat, dass nicht alle zu gleicher Zeit eingelegten Eier immer einen und denselben Entwicklungsgrad zeigen, so ist die Bestimmung des 21. Tages für das erste Auftreten dieser Körperchen immer nur innerhalb gewisser Zeitgrenzen acceptabel. So viel aber kann ich aus meinen Erfahrungen feststellen, dass nicht beide Arten von Körperchen zu ein- und derselben Zeit auftreten. Ungefähr um die Zeit der ersten Tage der zweiten Hälfte der Bebrütung treten die Key-Retzius'schen Körperchen auf, während die zweite Art der Körperchen, die Merkel'schen, ungefähr am 24. bis 26. Tage des Entwicklungslebens im Ei sich zeigen.

Die erste Anlage dieser Nervenendigungen zeigt sich in auffälliger Weise nicht im Gebiete des Nervensystems, sondern im Gebiete derjenigen Elemente, welche zu Horngebilden werden. Der Antheil des Nervensystems dagegen an diesen Endkörperchen tritt erst in zweiter Linie auf. Beide diese Anlagen haben einen derart verlängerten Zeitraum zwischen ihrem Auftreten, dass die Nerven erst dann an der Bildung des Terminalkörperchens participiren, wenn

[1]) Ranvier, Nouvelles Recherches sur les organes de tact. Note de M. L. Ranvier. C. R. T. 80.

dasselbe die Anlage der Horngebilde soweit metamorphosirt hat, dass diese den vollendeten Körperchen gleichkommen.

Die früheste Anlage ist anfangs nicht verschieden von der bekannten Entwicklungsform der Drüsen in der Haut. Wie diese, stellen sie eine Fortsetzung der tiefsten Lage der Zellen der Malpighi'schen Schicht in die darunter befindliche Lage der Mesodermgebilde dar. Der Unterschied besteht aber im Wesentlichen darin, dass die Elemente der Drüse in Continuität mit der Epidermis bleiben, und ihre Fortsetzungen stets als gerader Strang in die Tiefe ragen, dabei aber die Cylinderzellform dauernd oder wenigstens für längere Zeit, je nach der Beschaffenheit der Drüse, beibehalten (Grefberg W.[1]). Bei der Anlage der Nervenendigungen dagegen sind die schlauchartigen Fortsätze nicht so deutlich zu beobachten, indem die Zellen, die unmittelbar an der Malpighi'schen Schichte liegen, allsogleich zu einem erweiterten Klümpchen sich umgestalten, die durch einen Stiel von einer oder selten von zwei Zellen mit den oberflächlichen Epithellagen in Verbindung stehen (Fig. 1). Die um diese Zellenlagen der primitiven Nervenendigung gelagerten Gebilde des mittleren Keimblattes umgeben die Circumferenz desselben bis auf den Stiel des Zusammenhangs oder sie erstrecken sich allsogleich zwischen die einzelnen Zellen hinein.

Im ersteren Falle werden Vorgänge eingeleitet, die zur Bildung eines Key-Retzius'schen Körperchens führen, im zweiten Falle wird die Bildung des Merkel'schen Körperchens eingeleitet. Ferner zeigt sich gleich bei Beginn der Anlage der Nervenendigungen, dass mit dem Abschnüren der Körperchen für die Nervenendigung eine Veränderung der Zellen derselben eingeleitet wird, was bei den Drüsen nicht geschieht. Bei diesen treten die Veränderungen in den Zellen wie bekannt erst bei der späteren Entwicklung hervor, wobei zugleich eine Vermehrung der Elemente vor sich geht. Fig. 1 stellt uns eine der frühen Anlagen derartiger Körperchen dar. Das Präparat war in Ueberosmiumsäure gehärtet und mit Methylenblau gefärbt. Die Epidermis und Malpighi'sche Schicht (*Ep. M.*) ist bereits soweit entwickelt, dass man an demselben die einzelnen Schichten deutlich unterscheiden kann. Von der tiefsten Stelle (*x*) der Malpighi'schen Schichte sieht man eine Fortsetzung von Zellen in die Tiefe hinein gegen die Cutis sich erstrecken. An jener Stelle, die der Malpighi-

[1]) W. Grefberg, Mittheilungen aus dem embryologischen Institute der Universität in Wien. 2. Bd., 2. Cap., 3. Heft.

schen Schichte anliegt, sind die Elemente, welche das Körperchen bilden, klein, mit deutlichem Kerne versehen, und durch das dichtere Aneinanderliegen der Elemente sind deren Conturen weniger deutlich ausgesprochen. Je weiter entfernt von dem Malpighi'schen Stratum die Zellen des angelegten Körperchens sich befinden, desto grösser werden sie nach den verschiedensten Richtungen ihrer Durchmesser, und um desto deutlicher werden ihre Conturen. Die Vergrösserung der Zelle wird lediglich auf eine Vergrösserung des Protoplasmas zurückgeführt, ohne dass etwa der Kern in dem Masse zunehmen würde. Dieses Verhalten des Kernes zum Protoplasma bleibt auch in den spätesten Stadien beibehalten. An manchen Körperchen ist der Uebergang so deutlich an den Zellen zu sehen, dass man in den frühesten Stadien, besonders an den Merkel'schen Körperchen, drei Hauptarten von Zellen unterscheiden kann. Die der Malpighi'schen Schichte anliegenden kleinsten Elemente, ferner die Gebilde, welche diesen anliegen, bei denen der Querdurchmesser, der parallel mit der Hautoberfläche liegt, dem darauf senkrecht stehenden prävalirt und endlich die tiefsten Zellen, welche den ausgebildeten unicellulären Tastzellen der Merkel'schen Körperchen entsprechen.

In dem Verhalten der umgebenden Elemente des mittleren Keimblattes (*m*) ist in erster Linie zu beobachten, dass dasselbe in circulärer Richtung die oben beschriebenen Elemente zu umgeben sucht. An ihnen zeigt sich die Veränderung in der Weise, dass sie länglich werden, ihre fein granulirten Kerne werden dunkler gefärbt, welche Färbung besonders bei der Behandlung mit Chlorgold deutlich und intensiv auftritt. Ein solches Körperchen, wie wir es bisher geschildert haben, stellt uns die Anlage eines Merkel'schen Körperchens dar. Diejenigen Körperchen, welche als Key-Retzius'sche bezeichnet werden, zeigen sich schon in der frühesten Anlage von der anderen Art der Körperchen wesentlich verschieden. Während bei den früheren die Zellen bald drei verschiedene Formen erkennen lassen, besitzen diese nur eine Art von Zellen, welche alle zusammen gleichsam in Form eines rundlichen Beutels mit einem dünnen Stiele an der Malpighi'schen Schichte liegen. So weit die ersten Anlagen eines nervösen Terminalkörperchens in der Haut des Entenschnabels.

Diese ersten angelegten Gebilde zeigen im Verlaufe der weiteren Entwicklung eine Reihe von Veränderungen, welche sowohl in den vorhandenen Elementen des Ectoderms, als auch in denen des Meso-

derms, die das Körperchen zusammensetzen, durchgeführt werden. Auch in dieser Beziehung differiren die Vorgänge bei der Entwicklung der beiden verschiedenen Körperchen, worauf wir bei der folgenden Beschreibung näher Rücksicht nehmen werden.

Die Merkel'schen Körperchen sind in ihrer Entwicklungsweise viel einfacher als die von Key und Retzius, welche sich bedeutend complicirter zeigen. Die ersteren werden von den Gebilden des mittleren Keimblattes ganz umwuchert, wodurch sie von dem äusseren Keimblatte losgetrennt werden. Es sind dann mehrere Zellen nebeneinander, die sich in ihren Durchmessern nach verschiedenen Richtungen vergrössern, bis dieselben ihre normale Grösse erlangt haben. Während dieses Vorganges erstrecken sich die umgebenden Gebilde der Cutis auch zwischen die Zellen des Nervenkörperchens hinein.

Ist die bindegewebige Masse zwischen ihnen nur spärlich, so führt das dahin, dass ein solches Terminalkörperchen aus zweien oder mehreren Zellen besteht, zwischen welchen an mit Chlorgold gefärbten Präparaten die Kerne der Bindegewebszellen dunkler tingirt erscheinen und nicht selten den sogenannten Endplatten anliegen. Tritt nun aber der Fall ein, dass das bindegewebige Gefüge um diese Körperchen in grösseren Massen zwischen die einzelnen Elemente, die vom Ectoderm abgeschnürt wurden, hineinzieht, dann bekommen wir Körperchen, welche nur aus einzelnen Zellen bestehen. Zuweilen sieht man in den letzten Tagen des Bebrütungslebens und in den ersten Tagen beim ausgeschlüpften Thiere, dass viele derartige Zellen aneinanderliegen, die durch eine zwischen dieselben hineinziehende Masse von Bindegewebe in mehrere zerstreut liegende einzellige Nervengebilde umgeformt werden. Diese Endgebilde liegen zumeist oberflächlich in der Cutis, da sie später als die anderen entstehen, und zwar zu einer Zeit, wo die Cutis an ihrer äusseren Oberfläche nicht um vieles mehr in der Dicke zunimmt.

Bei der Beobachtung der frühen Stadien der aus dem äusseren Keimblatte abgeschnürten Elemente zeigt es sich, dass eine Theilung derselben nicht zu beobachten war. Da wir nun in den spätesten Stadien, die wir verfolgten, von Theilungen an diesen Zellen nichts sehen konnten, so ist die Annahme gerechtfertigt, dass die Anzahl dieser Nervenendigungen nach Abschluss des Entwicklungslebens dieselbe bleibt, wie bei den erwachsenen Thieren. Nur mit dem Unterschiede, dass dieselben, sowie alle anderen Nervenendigungen, bei den Embryonen dichter aneinanderliegen, während beim erwachsenen

Thiere durch die Vergrösserung der Oberfläche entsprechend den späteren Wachsthumsverhältnissen die Nervenendigungen mehr zerstreut und von einander entfernter liegen. Fig. 2 stellt uns eine Abbildung vor von zwei sogenannten einzelligen Nervenendigungen, wo das Bindegewebe (*m*) in Form einer dickeren Scheidewand zwischen denselben gelagert ist. In Fig. 3 ist eine Nervenendigung abgebildet, wo dieselbe aus zwei (Fig. 3 *a*) und drei (Fig. 3 *b*) neben einander gelagerten Körperchen besteht; die zunächst umhüllende Bindegewebsschicht (*m*) ist in circulären Fasern geordnet und zeigt seitlich kleine keilförmige Fortsetzungen, die zwischen die Zellen der Nervenendigung von der Seite hereinziehen. Endlich in vorgerückten Stadien, wo das Körperchen bereits dem vollendeten Terminalkörperchen ähnlich ist, zeigt sich eine Eigenthümlichkeit an den Nervenendzellen, auf welche bereits Merkel, Ranvier und Izquierdo ihre Aufmerksamkeit richteten, die an den Endzellen der Neugeborenen und in dem ersten Tage des extraembryonalen Lebens stets sichtbar war. Man sieht an den einzelnen Elementen in dem Protoplasma eine Anordnung von Streifen, die parallel mit der Längsachse des Körperchens laufen und das Aussehen der Zelle geben, als wäre sie senkrecht auf ihrem Querdurchmesser gestreift. Hierdurch unterscheidet sich die Endzelle im embryonalen Zustande von der entwickelten, dass bei jener die Streifen mehr der Quere nach angeordnet sind, während nach Merkel eine concentrische und radiale Streifung im entwickelten Zustande sichtbar sein soll. An diesen Streifen ist nicht selten vom breiteren Rande der Zelle her entsprechend dem einen oder dem anderen Streifen eine kleine Einkerbung zu sehen, die aber nur oberflächlich liegt und niemals in die Tiefe des Protoplasmas eingreift und eine Theilung vollzieht. Es fragt sich nun, ob die Streifung in diesen Zellen der Ausdruck zweier verschiedener Substanzen ist oder ob vielleicht ein und dasselbe Protoplasma nur dadurch das Aussehen einer Streifung bietet, dass etwa die Zelle sich in eine Reihe von ineinander liegenden Scheiben umgestaltet oder endlich, ob das ganze Bild nur der Ausdruck einer gewissen Anordnung der Körnchen des Protoplasmas wäre. Eine Canellirung an der Oberfläche des Körperchens konnte ich dadurch ausschliessen, dass ich bei sorgfältiger Einstellung mit dem Mikroskope von Erhöhungen und Vertiefungen auf der Oberfläche der Endzelle bei verschiedener Lage derselben nichts beobachten konnte, sondern stets die Ueberzeugung gewann, dass die Anordnung der Körnchen durch die ganze Zelle durchgehend

war. Die meisten Anhaltspunkte gewinnt nach der Beobachtung die letztgenannte der drei Anschauungen, da man in der That an den Stellen, wo die Streifen zu sehen sind, die Körnchen in dichteren Zügen angeordnet sieht, während die Zwischenräume durch Mangel der Körnchen heller erscheinen. Durch die Anwendung der Ueberosmiumsäure bekamen wir diese Bilder zu sehen, ferner erhielt ich vom Herrn Prosector Dr. Rabl eine Mischung von Chromameisensäure, durch welche ich in die Lage kam, diese Bilder der gestreiften Endzellen an den Merkel'schen und Grandry'schen Körperchen deutlich zu sehen.

Zwischen zwei übereinander stehenden Zellen dieser Körperchen sieht man an dem centralen Abschnitte der sich berührenden Flächen einen schwachen Querspalt, welcher als Hohlraum sich manifestirt und in manchen Fällen grösser, in manchen nur andeutungsweise erscheint. In Fig. 3 *a* ist derselbe abgebildet (*H*). Die zweite Art der Körperchen, welche ich in der Entwicklung verfolgte, die sogen. Key-Retzius-schen Endigungsformen der Nerven im Entenschnabel, werden ähnlich den anderen von den umhüllenden Elementen der Cutis umgeben und auf diese Weise von den bedeckenden Lagen des äusseren Keimblattes abgeschnürt. In ähnlicher Weise, wie bei den früher beschriebenen Nervenendigungen, ändern sich die umhüllenden Gebilde (*m*) und ordnen sich anfangs in Form einer einfachen Lage von Faserzügen, die circulär angeordnet sind.

Die Zellen (Fig. 4 *c*), welche innerhalb dieser Kapsel (*m*) liegen, füllen den ganzen Raum der Kapsel aus. Sie besitzen einen Kern und ein theils rundliches, theils polygonales Protoplasma, welches schwächer gefärbt wird von verschiedenen Färbungsmitteln als der Kern. Bald darauf, nachdem die Zellen so dicht gedrängt untereinander in der Kapsel eingehüllt liegen, geht in ihnen eine Veränderung vor, durch welche die Bildung des Körperchens eingeleitet wird. Sie besteht darin, dass sich die Zellen in zwei Gruppen ordnen, die eine dieser Gruppen liegt central, die andere ist um diese herum gelegen und zeigt sich in ihren Veränderungen wesentlich verschieden von der ersteren. Die central gelegenen Zellen lagern sich derart aneinander, dass die Conturen des Zellenleibes derselben nach und nach verschwinden, so dass man eine Masse im centralen Abschnitte des Körperchens bekommt, welche granulirt erscheint, ohne irgend eine Unterbrechung, entsprechend den Zelltrennungen, zu zeigen. Die Körnchen beginnen durch ihre Anordnung ein streifiges Aussehen in der Längsachse zu zeigen.

Verfolgt man die Bildungsweise dieser granulirten centralen Masse, so ergibt sich, dass sie nur aus dem feinkörnigen Protoplasma der central gelegenen Zellen der Terminalkörperchen mit Ausschluss der Kerne entstanden ist. Die Kerne kommen in der Zelle mehr wandständig zu liegen, so dass, wenn der feingranulirte mittlere Theil des Key-Retzius'schen Körperchens durch die Vereinigung der Zellen gebildet wird, bleiben die wandständigen Kerne auf der Oberfläche des Innenkolbens, welche auch in den späteren Stadien in dieser Lage verharren. Die Form des Innenkolbens ist im Embryonalzustande verschieden in verschiedenen Abschnitten der Entwicklung. Anfangs besteht derselbe, sowie das ganze Körperchen, aus Zellen. Wenn diese sich später zu metamorphosiren beginnen, dann sieht man im Inneren eine undeutlich begrenzte feinkörnige Masse, an deren Rändern oder noch in der Mitte Grenzconturen der Zelle sichtbar sind. Später breitet sich das Gebiet der körnigen Masse mehr der Länge nach aus, ohne aber am Rande noch direct begrenzt zu sein.

Man sieht zuweilen, dass zwischen die umstehenden Zellen, die nicht einbezogen wurden zur Bildung des Innenkolbens, die körnige Masse hineinragt, so dass das Ganze das Aussehen hat, als würden Fortsätze aus der körnigen Masse seitlich zwischen die umgebenden Zellen vorgestreckt sein. Endlich verschwinden diese und der Innenkolben liegt deutlicher begrenzt in der Mitte, besitzt ein feinkörniges Aussehen und trägt auf seiner Oberfläche eine Reihe verschieden gestalteter Kerne als letzte Reste der zur Bildung des Innenkolbens verwendeten Zellen. Die umstehenden Zellen, welche nicht zur Bildung des Innenkolbens einbezogen wurden, zeigen ein wesentlich verschiedenes Verhalten. Ihr Protoplasma wird anfangs weniger granulirt erscheinen und bei derselben Behandlungweise mit erhärtenden Reagentien, welche bei den Zellen des Innenkolbens angewendet wurden, werden sie in einen Zustand überführt, der gleichsam an eine Atrophie des Protoplasmas erinnert. Es ist bekannt, dass Zellen des äusseren Keimblattes an verschiedenen Stellen in einen atrophirten Zustand übergehen, bis dieselben endlich gänzlich der Beobachtung entrückt sind, mit anderen Worten, bis sie vollständig schwinden. Es ist eine solche Atrophie ja allgemein bekannt an der Oberfläche der Epidermis, wo die atrophirten Zellen abgestossen werden. Es sind ferner die Zellen der Chorda dorsalis, welche die eigentliche Chorda ausmachen und nicht etwa der scele-

togene Theil der Chorda, die in derselben Weise einer Atrophie anheimfallen, was ja für v. Mihálkovics unter der Leitung von Waldeyer ein Anhaltspunkt war, dass die Chorda dorsalis nicht aus dem Mesoderm hervorgeht. Aehnlich ergeht es auch den Zellen im peripheren Theile des Pacini'schen Körperchens, welche aus dem äusseren Keimblatte stammen. Von ihnen bleibt nur der Kern erhalten. Das Protoplasma dagegen verliert seine feinkörnige Beschaffenheit und nach und nach den grössten Theil des Gerüstes, so dass man nur ein feines Netzwerk statt derselben beobachtet, das unregelmässig vertheilt ist, und die Kerne in demselben eingestreut hat, oder hie und da den einzelnen Balken anliegen.

Die Zellenleiber in dem Gerüste erscheinen ganz homogen, gleichsam, als wenn sie hohl und inhaltslos wären. Bis zu diesem Grade der Entwicklung von dem Zeitpunkte angefangen, wo die Key-Retzius'schen Körperchen abgeschnürt wurden, will ich nun durch eine Reihe von Abbildungen, die den Präparaten entnommen sind, einige Figuren zur Erläuterung des Gesagten beschreiben. In Fig. 5 *a* ist ein Längsschnitt durch ein solches Körperchen und in Fig. 5 *b* ein Querschnitt durch ein ähnliches aus demselben Entwicklungsstadium abgebildet. In dem ersteren sind die umhüllenden Gebilde *(m)* des mittleren Keimblattes in Form circulärer Fasern geordnet, mit länglichen Kernen. Einige Zellen ragen an der Seite ein wenig über das Körperchen hinüber, die wandständigen Zellen des Körperchens, welche der äusseren Schichte anliegen, sind zerstreut, während die in der Mitte befindlichen so geordnet sind, dass sie in Form von Zellencolonnen (*k*) liegen. Nachdem die Kerne durch Carmin dunkler gefärbt sind als das Protoplasma, so werden diese die Colonne am besten sichtbar machen.

Bei genauer Einstellung kann man an dem Protoplasma stellenweise in dem axialen Theile eine sehr schwache Andeutung der Streifung beobachten. Neben diesen geschilderten Körperchen im Präparate ist ein Querschnitt eines zweiten zu sehen (Fig. 5 *b*). An diesem sieht man die Faserschichte (*m*) nach aussen auf der einen Seite blos in einer Lage, auf der anderen Seite entsprechend dem schwachen Schiefschnitte mehrere Lagen. Die Zellen besitzen dunkler gefärbte Kerne, nur in der Mitte ist eine hellere Partie von Zellprotoplasma zu sehen, um welche die dunkler gefärbten Kerne stehen. In dieser helleren Masse zeigt sich ein Querschnitt einer äusserst kleinen rundlichen Lücke, welche hier nur an-

gedeutet ist, auf deren Beschreibung wir aber in den späteren Stadien noch zurückkommen. Ueber das Zustandekommen dieser Lücke wusste ich mir keine andere Erklärung zu verschaffen, als dass sie einem Raume entsprechen könnte, der durch das unvollständige Aneinanderstossen der Zellen in dieser Höhe zu Stande käme. Fig. 6 enthält ein Terminalkörperchen, in dem der Innenkolben (*I*) der Länge nach in der Mitte des Körperchens von einem Rande angefangen bis zum gegenüberliegenden sich erstreckt, jedoch diesen nicht erreicht. Die Grenzconturen des Innenkolbens nach aussen hin haben keine bestimmten Normen, sie setzen sich mit einer Reihe von Fortsätzen in die umgebenden Zellen fort und reichen nahezu bis zur das Körperchen umhüllenden Kapsel (*m*). Der Innenkolben ist feinkörnig; die feinkörnige Beschaffenheit erstreckt sich auch bis in die Fortsätze hinein. Die Zellen, welchen diesen Innenkolben anliegen, lassen nur die Kerne gefärbt, das Protoplasma ist gänzlich ungefärbt, geradezu als wäre es ein Mangel an Protoplasma, der eine Färbung nicht zulassen würde.

Die umhüllende Schichte von Bindegewebe wird dicker, die Lücke im Innenkolben manifestirt sich auf dem Längsschnitte durch einen hellen ovalen Fleck, der im Innenkolben bei einer gewissen Einstellung nahezu bis an die Kapselwand zu verfolgen ist. Die umstehenden Kerne auf der Oberfläche des Innenkolbens erleiden eine Unregelmässigkeit in ihrer Lage durch die Fortsätze (*P*), welche nach verschiedenen Richtungen auslaufen. Wenn aber die Fortsätze in späteren Stadien schwinden, so tritt die regelmässige Anordnung der Kerne um den Innenkolben auf.

An Querschnitten aus diesen Stadien sieht man entsprechend dem Längsschnitte in der Mitte den Durchschnitt des Hohlraums im Innenkolben als rundliche Lücke.

Der ganze Hohlkolben wird in späteren Stadien allmälig dicker und nach allen Grenzen abgerundet, was besonders in den ersten Tagen nach dem beendeten Entwicklungsleben geschieht, so dass man am 6.—7. Tage des aus dem Ei geschlüpften Thieres bereits das Körperchen vollendet hat. Der Innenkolben stellt uns zu einer Zeit, bevor der Nerv in denselben tritt, ein hohles körniges, der Länge nach gestreiftes Gefüge dar, das zur Aufnahme des einzutretenden Nerven bestimmt ist. An der Stelle, die zum Zugang (*Z*) des Nerven vorhanden ist, sieht man bereits in jüngeren Stadien,

dass, wie Fig. 7 zeigt, die Kapsel eine trichterförmige Einziehung gegen den Hohlkolben hin zeigt, längs welcher der Nerv einzutreten hat, und wenn die Kapsel (*m*), was in späteren Stadien geschieht, sich nach und nach durch Apposition nach aussen verdickt, so wird auch der Nerv eine Strecke weit durch die Kapsel ziehen müssen. Wie weit die Kapsel bei dieser Einbiegung längs des Randes des Innenkolbens sich erstreckt, konnte ich mit Bestimmtheit nicht feststellen. Der eintretende Nerv ist anfangs ausserhalb des Key-Retzius'schen Körperchens ebenso dünn als der feine Nervenfaden innerhalb des Innenkolbens.

Wir sehen somit, dass die Terminalkörperchen im Nervensystem vorgebildete Formationen des peripheren Theiles des äusseren Keimblattes sind, die mehr weniger in die Tiefe der Haut gelangen, um hier gleichsam ein umhüllendes Gebilde für die eigentliche Nervenendigung abzugeben. In jenen Fällen aber, wo solche vorgebildete Körperchen nicht vorhanden sind, da erstrecken sich die Nervenendigungen bis an andere Horngebilde hin, wie dies beispielsweise von Mojsisovics[1]) für die Haut der Säuger nachgewiesen wurde, wo die Nervenendigungen sogar bis in die Epidermidalgebilde reichen. Ferner weiss man (Schöbl[2]), Eberth[3]), Langerhans[4]), Beil[5]), Jobert[6]), Arnstein[7]), Bonnet[8]), v. Mises[9]) etc.), dass die Nervenausläufer bis an die Haare, respective deren Wurzelscheiden hinziehen und hier enden. Es kann demnach im Allgemeinen die Thatsache festgestellt werden, dass die Entwicklungsweise der Nervenendigungen nur vorgebildete Hornformationen der verschiedensten Art darstellen, damit der Nerv in dieselbe hinein-

---

[1]) Mojsisovics, Ueber die Nervenendigungen in den Epidermis der Säuger. II. Th., Wiener akad. Sitzungsbericht Nr. 4, S. 32 und ebendaselbst Bd. LXXIII, Abth. 3, S. 69.

[2]) Schöbl, Arch. f. mikr. Anat., 1870.

[3]) Eberth, Arch. f. mikr. Anat., 1871.

[4]) Langerhans, Virchow's Arch., Bd. 44.

[5]) Beil, Ueber die Nervenendigungen am Tasthaare einiger Säugethiere, 1871.

[6]) Jobert, Comtes rendus de l'acad. des Sc. 1874, Nr. 15.

[7]) Arnstein, Die Nerven der behaarten Haut. Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch. in Wien, 1876, III. Abth.

[8]) Bonnet, Morphologisches Jahrbuch, herausgegeben von Gegenbauer IV. Bd., 1878.

[9]) v. Mises, Die Nerven der menschlichen Augenlider. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wissensch. in Wien, III. Abth., 1882.

rage, um daselbst die Grenze zu erreichen, bis wohin er sich zu erstrecken hat. In den Fällen, wo keine in den Rahmen der Horngebilde eingepassten Formen bei der Nervenendigung sich vorfinden, werden solche aus den Epithelien geschaffen. Da wir aber wissen, dass nicht nur aus dem äusseren Keimblatte, sondern auch aus dem mittleren Keimblatte Epithelialgebilde der verschiedensten Art hervorgehen, so dürfte man etwa bei den Pacini'schen Körperchen im Mesenterium der Katze die für die Innenkolben verwendeten Elemente in dem Substrate der Darmfaserplatte suchen. Schliesslich sei hier noch zu bemerken, dass Hoggan[1]) die Nervenendigungen bei Säugethieren, die Meissner'schen Tastkörperchen an den Fingerspitzen für verkümmerte Haare, beziehungsweise Horngebilde, zu halten geneigt ist.

Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1. Eine in Abschnürung begriffene Nervenendigung an der Haut des Entenschnabels.
Ep Epidermis.
M Malpighi'sche Schicht.
m mittleres Keimblatt (Bindegewebe).

Fig. 2. Zwei isolirte Tastzellen mit dazwischen liegendem Bindegewebe.
T Tastzellen.

Fig. 3. *a*) aus zwei, Fig. 3 *b*) aus drei Tastzellen bestehende Nerventerminalkörperchen. (Grandry'sches Körperchen).
h Spaltraum zwischen zwei Tastzellen.

Fig. 4. *c*) Durchschnitt durch ein abgeschnürtes Key-Retzius'sches Körperchen.

Fig. 5. *a*) ist ein älteres ähnliches Körperchen auf dem Längsschnitte. Fig. 5 *b*) auf dem Querschnitte zu sehen. *H* Hohlraum auf dem Querschnitte.

Fig. 6. Ein älteres Key-Retzius'sches Körperchen mit differenzirten Innenkolben (*I*), einen Hohlraum (*H*) in demselben.
F Fortsätze.

Fig. 7. Ein Körperchen, in dem der Zugang (*Z*) zu den Nerven zu sehen ist.

[1]) Dr. Georges et Frances-Elisabeth Hoggan, Etude sur les terminaisons nerveuses dans la peau Journ. de l'Anat et Physiol. par Robin et Pouchet, T. XIX, 1883.

Fig. 1.

Fig. 2

Fig. 3a.

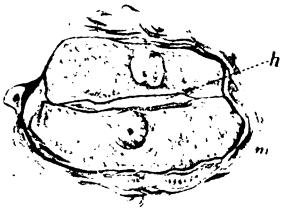


Fig. 3b

Fig. 5b

Fig. 4.

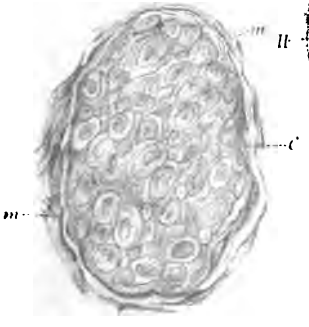


Fig. 5a

Fig. 6

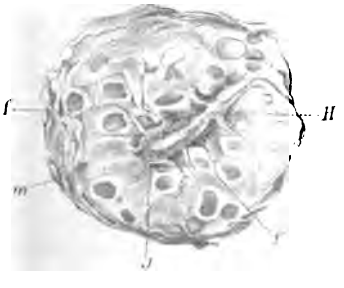


Fig. 7

Lith v. F. Schima Druck v. Th. Bannw.

II.

Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Kaumuskulatur.

Von

Dr. Julius Kaczander.

(Mit einer Tafel.)

Während man in den letzten Jahren der Entwicklungsweise der einzelnen Gewebe die Aufmerksamkeit in hohem Grade zuwendete, stellt es sich in auffälliger Weise heraus, dass die Entwicklung des Muskelsystems sowohl bei höheren, als auch bei niederen Thieren wenig berücksichtigt worden ist. Wenn auch dieser Ausspruch nicht auf den Zeitaufwand und die Arbeitskraft, welche diesem Capitel gewidmet wurden, bezogen werden kann, so darf man doch mit vollem Rechte ihn auf die vorhandenen Resultate, sowohl bezüglich der Genese der Muskelfasern, als auch bezüglich der weiteren Ausbildung der Muskeln, anwenden. So beispielsweise, wenn wir den Aufbau eines Embryo in den ersten Stadien seiner Entwicklung verfolgen, wo bereits eine Keimanlage in Form der Schichten der einzelnen Keimblätter vorliegt, sind wir nur insofern nach dem Ausspruche der Autoren, einig, dass die Gesammtanlage des Muskelsystems im Mesoderm vorhanden ist; weniger übereinstimmend sind die Angaben über das erste Substrat aus dem mittleren Keimblatte, welches speciell für Muskelanlagen bestimmt sein soll. Während die Einen im Allgemeinen hervorheben, dass die Muskelanlage überall da vorgebildet ist, wo wir dieselbe in späteren Stadien finden, suchen die Anderen sie aus einer gemeinschaftlichen Anlage zu beiden Seiten des Centralnervensystems, aus den sog. Muskelplatten Remak's abzuleiten, von wo sie sich allmälig nach den verschiedenen Richtungen vorschieben sollen. Man ersieht hieraus, dass schon in der ersten Frage die Differenzen so weit auseinandergehen, dass

zur Erklärung dieser und einer Reihe anderer wichtiger Fragen es nothwendig erscheint, nicht allein über die erste Anlage der Muskulatur, sondern über die ganze Reihenfolge der Entwicklungsvorgänge, welche an den Muskeln vom Beginne ihrer Entwicklung bis zu ihrer vollständigen Ausbildung sich abspielen, zu forschen. Nicht allein die Embryologie als solche, sondern namentlich die vergleichende Anatomie, speciell die vergleichende Myologie, erfordern dies, weil ja die wenigen, in der Literatur vorhandenen Angaben über das Zustandekommen der verschiedenen Muskelgruppen bis jetzt nur eine sehr schwache Grundlage zur wissenschaftlichen Classificirung und Vergleichung der Muskeln verschiedener Thiergruppen, abgeben können.

Ueber das Verhalten der Muskeln des Stammes, nachdem dieselben bereits von den umgebenden Geweben differenzirt erscheinen, besitzen wir eine Reihe von Mittheilungen, welche ich hier durch Untersuchungen über die Entwicklung der Kaumuskeln zu erweitern versuche.

Ueber die specielle Entwicklung des Kaumuskelapparates äussert sich His (Untersuchungen über die ersten Anlagen des Wirbelthierleibes. 1868) folgendermassen: „Die Musculi levatores ossis pterygoidei et quadrati und die Mm. pterygoidei entstehen aus dem oberen und äusseren animalen Abschnitte der Muskelanlagen, welcher sich an die Seitenwand und den nach abwärts gekehrten Parietaltheil des Gesichtes drängt.“ Den Muscul. temporalis lässt er aus dem Stammtheile der Muskelanlagen des Hinterkopfes entstehen, und zwar aus dem oberen oder animalen Theile des Prismas, welches die Muskelplatten des Hinterkopfes bilden.

Man müsste demnach in gewissen Stadien der Entwicklung die Muskelanlagen am Hinterkopfe mit dem M. temporalis im Zusammenhange finden, und könnte meinen, dass dieser kräftige Muskel ein Derivat der ansehnlichen Muskulatur des Hinterkopfes wäre. Nun liegen aber beide Muskelanlagen im Embryo soweit auseinander, dass ein Zusammenhang derselben während des Embryonallebens nicht nur nicht zu erwarten ist, sondern nach den Ergebnissen meiner Untersuchungen gewiss nicht stattfindet.

Nach Gegenbauer (Grundzüge der vergleichenden Anatomie, 1874) entstammen die Muskeln der primären Kieferstücke bei den Fischen dem Muskelapparate des Visceralskelettes. Den zwischen den beiden Stücken des Kieferbogens liegenden Adductor betrachtet er als Anlage des Kaumuskelapparates bei den Selachiern. Die

Kiefermuskulatur der Amphibien in ihrem Larvenzustande leitet er von der der Fische ab; sie erhält sich bei den Perennibranchiaten. Bei ihnen und bei den Reptilien sondert sich eine innere Partie als Pterygoideus ab, die selbst wieder in einen Pteryg. extern. und internus zerfallen kann (Saurier) und auch die Scheidung des Temporalis und Masseter ist durch Schichtenbildung angedeutet.

Aus dieser Mittheilung geht soviel hervor, dass bei niederen Wirbelthieren eine derartige Trennung der einzelnen Kaumuskeln, wie wir sie an ausgewachsenen Höherstehenden sehen, noch nicht stattfindet. Gegenbauer lässt aber die Frage offen, ob nicht bei den Embryonen höherer Wirbelthiere ähnliche Einrichtungen existiren; eine Frage, die ja ihre Berechtigung in der allgemein bekannten Thatsache hat, dass in vielen Fällen die Entwicklungserscheinungen höherer Thiere mit bleibenden Einrichtungen solcher Thiere übereinstimmen, welche auf einer niedrigeren Stufe der Organisation stehen.

Götte's Angaben (Entwicklungsgeschichte der Unke, 1875) zufolge stammen die Kaumuskeln bei Bombinator igneus vom äusseren Segmentpaare des Vorderkopfes ab, und zwar ist als erste Anlage ein compacter dicker Zellenstrang vorhanden, welcher etwa von der halben Augenhöhe an sich der hinteren Oberfläche des Auges nähert, dasselbe bis nach unten umgreift, und darauf zur Seite der Mundhöhle abwärts zieht. Es sind also — sagt Götte weiter unten — die Nerven und Muskeln im äusseren Segmente von allen Geweben zuerst angelegt. Dieser Autor ist dem ursprünglichen Verhalten der Muskeln beim Embryo am nächsten gerückt, indem er eine gemeinschaftliche Anlage für alle Kaumuskeln kennt.

Kölliker (Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höhern Thiere, 1879) bezweifelt die Anwesenheit muskulöser Primitivorgane am Kopfe höherer Wirbelthiere, und meint, dass bei Kaninchen und anderen Säugern sich die Augen und Kaumuskeln, die Muskeln des Gesichtes und der Zunge, die inneren Ohrmuskeln in loco sich entwickeln. Er rechnet die Kaumuskulatur zu den ventralen Stammmuskeln, welche am Kopfe aus Urwirbelplatten entstehen. Kölliker macht ferner die interessante Angabe, dass Muskeln während ihrer Entwicklung ihre Insertion ändern, und führt als Beispiel den M. mylohyoideus an, der nach ihm zu einer gewissen Zeit am Meckel'schen Knorpel inserirt und erst später die bleibende Insertion am Unterkiefer erlangt.

Schenk (Ueber das Verhalten der Flexores digit. comm. in der Hand menschl. Embryonen, Mittheilungen aus dem embryologischen Institute in Wien, 1880) ist einer der Hauptvertreter derjenigen Ansicht, wonach die Muskeln keine sog. muskulösen Primitivorgane als Grundlage zu ihrer Entwicklung haben, sondern dass sie in loco entstehen, und zwar ist jeder Muskel nach diesem Autor mit seiner Sehne von vornherein aus seiner Lage zu bestimmen. Sämmtliche Gewebe, welche in der Extremität getroffen werden, d. i. Sehne, der ihr entsprechende Muskel und die Knochenpartie, an welche die Sehne sich inserirt, gehen aus einem gemeinsamen Gewebe hervor. Zwischen den Muskelfasern, die anfangs weit auseinander liegen, sind noch Bildungszellen, welche als Materiale zum Aufbaue der Muskeln dienen. Die Aenderung der Insertion einzelner Muskeln während der Entwicklung führt Schenk auf spätere Wachsthumsverhältnisse zurück; die erste Insertion jedoch, sagt er, sei schon mit der beginnenden Metamorphose der Elemente in Muskelfasern gegeben.

Auf die Ausführungen der beiden letzten Autoren, soweit sie auf die Kaumuskulatur bezogen werden können, werde ich später noch zurückkommen.

Balfour (Handbuch der vergl. Embryologie, 1881) sagt, dass sich bei den Elasmobranchiern das Mesoblast in der Kopfgegend in eine somatische und splanchnische Schichte spaltet. Aus den Wandungen der zwischen denselben befindlichen Höhlen sollen sich die Muskeln des Vorderkopfes herausbilden.

Diese Mittheilung ist wohl sehr allgemein gehalten und greift noch zum Theil in die Remak'sche Lehre zurück, nach welcher Hautmuskelplatte und Darmfaserplatte zur Muskulatur umgestaltet werden kann; eine Lehre, die nach dem gegenwärtigen Stande unserer Wissenschaft kaum mehr am Platze sein kann.

Widersheim (Lehrbuch der vergleichenden Anatomie, 1883) reiht die Muskeln des Visceralskelettes und Kopfes der Wirbelthiere in phylogenetischer Beziehung in das System der Seitenrumpfmuskulatur; nur hätten sie sich im Laufe der Zeit so stark modificirt, dass sie als Bild eigener Art imponiren und nicht auf muskulöse Primitivorgane zurückgeführt werden können, wie solche im Schädel niederer Wirbelthiere zu finden sind.

Wenn man die Muskeln früher Stadien in ihrer Entwicklung verfolgen will, so ist nicht daran zu denken, durch makroskopische

Präparation zum Ziele gelangen zu können. Hierzu kann nur die Durchschnittsmethode behilflich sein. Dies ist auch dann nur der Fall, wenn man die gesammte Reihenfolge der Schnitte besitzt, aus denen man sich ein Bild von dem Gesammtverhalten der Muskeln verschaffen kann.

Als Material zu meinen Untersuchungen benutzte ich Hühnerembryonen. Diese wurden in der bekannten Weise vorbereitet, d. h. frisch in Chromsäure gelegt, dann in Alkohol, u. zw. erst in 70-, später in 90%igen gelegt, sodann in absolutem Alkohol gehärtet, hierauf in Grenacher's Carminlösung in toto gefärbt, nach der Färbung auf 1—2 Tage wieder in absoluten Alkohol gelegt. Unmittelbar vor der Einbettung übertrug ich die Embryonen in Nelkenöl, tränkte sie dann in Xylolparaffin und bettete schliesslich in reines Paraffin ein. Die Schnitte wurden mittelst Schlittenmikrotom auf trockenem Wege gemacht; ich fixirte dieselben mit alkoholischer Schellacklösung, und nachdem diese bei gelinder Temperatur trocken geworden, und das Paraffin durch Xylol entfernt wurde, schloss ich die Präparate in Xylol-Canadabalsam ein. Embryonen vom 9. Tage aufwärts behandelte ich nach der Celloidinmethode.

Die Kaumuskeln treten bei Hühnerembryonen viel später auf als die Rückenmuskeln, und zwar erst am Beginne des 6. Tages, wo man auch schon auf den Durchschnitten eine schwache Andeutung des Meckel'schen Fortsatzes als differenzirtes Knorpelgewebe, welches von den benachbarten bindegewebigen Elementen nicht ganz deutlich gesondert ist, sehen kann. Die ganze Gruppe der Kaumuskeln zeigt sich in diesem Stadium als ein Zug von Muskelfasern, welche in der umgebenden bindegewebigen Masse derart eingelagert ist, dass beide Gewebsformen dicht aneinander liegen, so dass der Unterschied zwischen beiden nur dadurch bemerkbar wird, dass die Muskelfasern schon in Form von Faserzügen liegen, während die umgebenden bindegewebigen Elemente noch ihren embryonalen ungefaserten Charakter bewahren. Man findet die Kaumuskelanlage zwischen dem Auge und dem äusseren Winkel des Zuganges zur Mundbucht; das zum Meckel'schen Knorpel differenzirte Gewebe liegt knapp an und ein wenig unter dem Mundwinkel (Fig. I).

Dass diese Muskelanlage der Kau- und keiner anderen Muskelgruppe entspricht, geht einerseits aus der anatomischen Lage hervor, andererseits unterstützen die Untersuchungen späterer Stadien diese Annahme ganz zweifellos.

Die spärlichen mit embryonalen Bindegewebszellen untermischten Muskelfibrillen betrachte ich als die primäre gemeinsame Anlage sämmtlicher Kaumuskeln, denn an jüngeren Embryonen konnte ich an entsprechender Stelle nicht eine Spur von Muskelfasern finden. Die beim entwickelten Thiere vorhandene Differenzirung in Temporalis, Masseter, Pterygoidei ist noch nicht angedeutet.

Da man die Muskelfibrillen in loco, untermengt mit embryonalen Bindegewebszellen, findet, so wie dies Schenk (l. c.) hervorgehoben hat und auch schon Ernst v. Baer (Ueber Entwicklungsgeschichte der Thiere, 1837) vermuthete, der „in den frühesten Stadien die von der Umgebung kaum gesonderten, absatzweise erweiterten und verengten, also paternosterförmigen Muskelfäden" vermuthungsweise auch in loco entstehen lässt, und ferner da man dieselben mit anderen Muskeln, etwa denen des Hinterhauptes, in keinem Zusammenhange sieht, so kann man sie auch nicht als eine von der Hinterhauptsgegend vorgeschobene Bildung betrachten, sondern lediglich als eine an Ort und Stelle aus den vom Mesoderm abstammenden Bildungszellen hervorgegangene Muskelgruppe.

Schon in diesem Stadium lässt sich an den Kaumuskeln eine Art von Insertion beobachten, und zwar ist dies eine bindegewebige, d. h. die Muskelfasern stecken mit ihren Enden zwischen den embryonalen Bindegewebszellen, welche sie umgeben. Diese bilden um den Meckel'schen Knorpel herum eine Zone, welche sich dadurch deutlich kennzeichnet, dass die sie constituirenden Elemente viel dichter aneinander liegen, als die Zellen im Meckel'schen Knorpel, deren Protoplasma auch entsprechend der Umwandlung in Knorpelzellen viel transparenter erscheinen. Diese schon bei schwacher Vergrösserung sich dunkel abhebende Lage von embryonalen Bindegewebszellen ist nicht belanglos, weil sie sich, wenn auch modificirt, bis in die späteren Stadien forterhält und an ihr die Art und Weise der Muskelinsertion in verschiedenen Entwicklungsphasen zu demonstriren sein wird.

Mit ihrem anderen Ende stecken die Muskelfibrillen zwischen embryonalen Bindegewebszellen; die um den Meckel'schen Knorpel herum gelegenen dicht zusammengedrängten Zellen fehlen hier, auch ist von einer knorpeligen Anlage des Os palatinum, pterygoideum und quadratum, von welchen am ausgewachsenen Thiere die Kaumuskeln entspringen, noch nichts zu sehen (Fig. II).

Embryonen derselben Bebrütungszeit, die aber doch schon in der Entwicklung weiter vorgeschritten waren, als die soeben beschriebenen, zeigen ein wesentlich verändertes Bild. Die Muskelfasern, um netzförmig angeordnetes embryonales Bindegewebe gelagert, sind zahlreicher, ihre Gesammtmasse, zwischen dem Mundwinkel und Auge gelegen, ist bedeutend ausgedehnter und es zeigen sich in ihnen mit einer gewissen Regelmässigkeit auftretende Spalträume, in denen die Muskelfasern meistens ganz fehlen; nur hier und da sieht man einzelne derselben noch als schmale Brücken die Verbindung zwischen den getrennten Faserzügen herstellen. Als Inhalt der Höhlungen findet man embryonale Bindegewebszellen und sehr lockere junge Bindegewebsfasern, in einzelnen blos eine granulirte Masse. Ob diese Bildungen eine von innen her stattfindende Trennung der gemeinsamen Muskelanlage in die einzelnen Kaumuskeln involviren, ist deshalb fraglich, weil wir den Trennungsprocess, in späteren Stadien durch von aussen her eingreifende Bindegewebszüge bewirkt, deutlich beobachten konnten.

Wir sagten, dass in diesem Stadium die Ausdehnung der Kaumuskeln beträchtlicher ist als in dem vorhergehenden. Dies ist so augenfällig, dass der fast ganz gleich gross gebliebene Meckel'sche Fortsatz keine genügende Oberfläche mehr zur Anheftung aller Muskelfasern bietet. Man sieht dem entsprechend einen ziemlich bedeutenden Antheil derselben abseits vom Meckel'schen Knorpel liegen.

Bezüglich der Muskelinsertion in dieser Periode ist hervorzuheben, dass der schon im ersten Stadium um den Meckel'schen Knorpel herum gelegene Ring von dicht aneinander liegenden embryonalen Bindegewebszellen, an die sich die Muskelfibrillen ansetzen, eine Veränderung erlitten hat, insofern als die Bindegewebszellen schmäler, länglicher geworden sind und im Begriffe stehen, sich zu Bindegewebsfasern zu metamorphosiren. Ferner dass die abseits vom Meckel'schen Knorpel gelegenen, in unserem Präparate durch die frontale Schnittrichtung längsgetroffenen Muskelfasern, trotzdem sie den Meckel'schen Knorpel nicht erreichen, eine Insertion schon erkennen lassen. Man sieht nämlich, der Flächenausdehnung dieser Muskelfasern entsprechend, eine Lage von dicht zusammengedrängten embryonalen Bindegewebszellen, welche continuirlich in den um den Meckel'schen Fortsatz gelegenen Ring von embryonalen Bindegewebszellen übergehen, und wie im ersten Stadium, so auch hier zum Muskelansatze dienen.

Es geht hieraus hervor, dass eine Insertion, freilich nur in ihrer primitiven Form, vorhanden sein kann, noch ehe der Knorpel, geschweige denn der Knochen ausgebildet ist, an dem der Muskel im erwachsenen Thiere haftet. Dieses Factum ist vielleicht nicht unwichtig in Bezug auf die Frage, in welchem Abhängigkeitsverhältnisse Knochen und Muskeln zu einander im Verlaufe der Entwicklung stehen, und auf welche Weise und ob überhaupt die Muskeln auf die Entstehung der Knochenformen Einfluss nehmen oder nicht.

Noch ist zu erwähnen, dass in diesem Stadium neben der Augenhöhlenscheidewand auch das Os pterygoideum und palatinum in Form einer einheitlichen schmalen Spange angedeutet ist, aber ohne dass die Kaumuskulatur mit derselben in irgend eine Beziehung getreten wäre; es werden beide noch durch eine ansehnliche Masse von embryonalen Bindegewebszellen von einander geschieden (Fig. III).

Nicht viel weiter vorgeschritten sind die Embryonen von 142 Stunden, gegen Ende des sechsten Tages. Einen desto wesentlicheren Fortschritt sehen wir bei 176 Stunden alten Objecten, am Beginne des achten Tages (Fig. IV). Hier treten bereits deutliche Differenzirungen der verschiedenen Gewebe am Kopftheile des Embryos auf; Knorpel, Bindegewebe und Muskel sind scharf gekennzeichnet, der Meckel'sche Knorpel ist durch einen breiten, bindegewebigen Ring von der Umgebung abgegrenzt, der Oberkiefer ist knorpelig vorgebildet. Die Kaumuskulatur hat an Ausdehnung bedeutend zugenommen und stellt jetzt eine compacte grosse einheitliche Masse vor, in der Muskelfaser an Muskelfaser liegt, weil die embryonalen Bildungszellen, welche an jüngeren Embryonen noch massenhaft zwischen den Fibrillen lagen, schon zum grossen Theile zur Bildung der Muskelfasern verbraucht wurden. Das aber, was diese Periode vor der früheren besonders auszeichnet, ist, ausser der bedeutenden Flächenzunahme der Kaumuskeln, hauptsächlich das Auftreten von bindegewebigen Scheidewänden in ihnen, womit der Process der Trennung der gemeinsamen Anlage in die differenten Muskeln (Pterygoideus extern. et internus, temporalis, masseter) eingeleitet wird.

Schenk (l. c.) hat an Säugethierembryonen gezeigt, dass die Sehnen des M. flexor digitorum sublimis und profundus in einer gewissen Periode vereinigt sind, ein Stück darstellen, das in einer aus Bindegewebselementen bestehenden Masse steckt, erst später werden sie dadurch von einander getrennt, dass Bindegewebszüge sich zwischen sie hineinschieben.

Dasselbe können wir an den Kaumuskeln der Hühnerembryonen beobachten. Die Umgebung derselben ist von Bindegewebe ausgefüllt und es liegt dieses so dicht den Muskeln an, dass eine Abgrenzung beider wie am ausgebildeten Thiere nicht möglich ist. In ähnlicher Weise nun, wie bei den Sehnen, ziehen Bindegewebszüge von der Peripherie her in die Muskelmasse hinein und scheiden einen Theil derselben von der Gesammtmasse ab. Diese Trennung ist aber eine noch höchst unvollkommene, so dass die Lage des Pterygoideus extern., internus, masseter und temporalis noch nicht mit Sicherheit zu bestimmen ist; erst gegen Ende des achten Tages, wo man auch schon den knöchernen Unterkiefer um den Meckel'schen Knorpel angelegt und auch schon das Os quadratum knorpelig vorgebildet findet, ferner das Os palatinum und pterygoideum verknöchert erscheint; ist die Zerklüftung durch bindegewebige Scheidewände, ferner die Ausbildung der bleibenden Faserrichtungen soweit gediehen, dass man mit Sicherheit ein jedes Muskelindividuum erkennt und einen jeden Kaumuskel anatomisch bezeichnen kann. Die vollständige Trennung der Muskeln erfolgt erst nach dem dreizehnten Tage der Entwicklung, denn bis zu dieser Zeit habe ich noch stellenweise anastomotische Verbindungen derselben gesehen; ich halte es auch nicht für unmöglich, dass dies erst durch Uebung, Gebrauch der Kauwerkzeuge, im postembryonalen Leben erfolgt.

Wir haben oben wiederholt die Insertion der Muskeln besprochen und dabei besonders hervorgehoben, dass die erste Insertion darin besteht, dass sich die Muskelfasern mit ihrem einen Ende an das Gewebe befestigen, welches sich um den Meckel'schen Knorpel herum aus embryonalen Bindegewebszellen herausbildet, mit dem anderen Ende stecken sie zwischen embryonalen Bindegewebszellen. Dieser Zusammenhang ist ein so inniger, dass man noch keine besonderen Kittformationen, wie sie im Erwachsenen zwischen Sehne und Endstück des Muskelbündels beschrieben werden, sehen kann. Die Lage der Bindegewebszellen, an welche der Muskel inserirt, hört nicht etwa da auf, wo die Enden der Muskelfasern sind, sondern die Bindegewebszellen dringen zwischen dieselben hinein und bilden in späteren Stadien bindegewebige Septa zwischen den Muskelfaserzügen.

An Querschnitten sind diese Septa deutlich zu sehen, sie führen in ihren Wandungen einzelne Kerne, die als Reste der im Bindegewebe metamorphosirten Elemente angesehen werden können.

Bezüglich der Muskelinsertion während der Entwicklung, ebenso wie über das Bestehen und Verschwinden gewisser Muskeln während des Embryonallebens liegen uns verschiedene Mittheilungen in der Literatur vor. Wie ich schon Eingangs erwähnte, sagt Kölliker (l. c.) vom M. mylohyoideus der Säugethiere, dass derselbe beim Embryo am Meckel'schen Fortsatze inserire, später aber diese Insertion ändert, um sich am Unterkiefer festzusetzen. Aehnliche Beobachtungen wurden auch von anderen Autoren gemacht, wo es sich aber nicht speciell um die Insertion allein handelt, sondern geradezu um die Verschiebung des ganzen Muskels. So sagt Götte, dass bei der Unke der M. temporalis während der Metamorphose seinen Ursprung von der Hinterwand der Augenhöhle auf die Schädeldecke verschiebe; nach Ruge (Entwicklungsvorgänge in der Muskulatur des menschl. Fusses. Morph. Jahrb., Bd. IV. Supplement) liegen ursprünglich alle M. interossei pedis an der Plantarseite der Metatarsusknochen und erst später nehmen sie ihre definitive Stellung ein. Nach Schneider (Ueber die vergl. Anatomie und Entwicklung des Muskelsystems der Wirbelthiere. Sitz.-Ber. der oberhess. Gesellschaft, 1873) schwinden gewisse Muskeln während der Entwicklung und es treten an ihrer Stelle andere auf.

Es fiel mir auf, dass ein Muskel, der seine Insertionsstelle bereits eingenommen, dieselbe im Verlaufe der Entwicklung mit einer anderen umtauschen sollte. In einem solchen Falle wäre es von hohem Interesse, auch verfolgen zu können, in welcher Weise die erste Insertion schwindet und durch die bleibende ersetzt wird.

In ähnlicher Weise, wie dies Kölliker vom M. mylohyoideus der Säugethiere hervorgehoben hat, inseriren sich bei den Hühnerembryonen die Kaumuskeln (ebenso der M. mylohyoideus) ursprünglich an dem Meckel'schen Knorpel allein. Untersucht man spätere Stadien, z. B. solche vom achten Tage, so sieht man, dass die genannten Muskeln sich theils am Meckel'schen Knorpel, theils am knöchernen Unterkiefer inseriren, und zwar da dieser zu allererst an der lateralen Seite des Meckel'schen Knorpels auftaucht, so findet man diejenigen Muskeln, welche früher daselbst gelegen sind, auch an der entsprechenden Seite des knöchernen Unterkiefers, während die an der medialen Seite gelegenen noch immer an Ort und Stelle sich befinden, d. h. am Meckel'schen Knorpel inseriren. Je ältere Stadien man untersucht, desto mehr nimmt die Insertion am knöchernen Unterkiefer zu und die am Meckel'schen Fortsatz ab, bis

schliesslich die gesammte Kaumuskulatur — natürlich abgesehen vom M. levator ossis quadrati und pterygoidei — wie bekannt, sich an den ersteren anheftet, und zwar der M. pterygoideus internus an den medialen Fortsatz und innere Fläche des Unterkiefers, der Pterygoideus extern, unmittelbar vor dem Processus condyloideus, der Temporalis und Masseter an der äusseren Fläche und oberem Rande des Unterkiefers, der Mylohyoideus mit einem Kopfe an der medialen Fläche des Unterkiefers bis nahe an den oberen Rand, mit einem zweiten an der lateralen Seite desselben, wo er sich oft mit dem M. temporalis verwebt. Es ist also auch bei den Kaumuskeln und dem M. mylohyoideus der Hühnerembryonen zu constatiren, dass man ihre Insertionen im Verlaufe der Entwicklung an verschiedenen Stellen antrifft. Wie dies geschieht, lässt sich an der Reihenfolge meiner Schnitte bei schwachen Vergrösserungen genau ermitteln.

Bekanntlich entwickelt sich der knöcherne Unterkiefer, sowie dies mit Ausnahme von Strelzoff (Ueber die Histogenese der Knochen. Untersuchungen aus dem path. Institut zu Zürich, herausgegeben v. Eberth., 1873) von allen Autoren seit Reichert (Ueber die Visceralbögen der Wirbelthiere. Müller's Archiv, 1837) für den Körper des Unterkiefers zugegeben wird, aus dem Bindegewebe, welches den Meckel'schen Knorpel umgibt. Es sind auch specielle Angaben über die Art und Weise der Entwicklung in der Literatur vorhanden. So sagt Stieda (Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. XII. 1876), dass bei Katzen, Mäusen, Kaninchen und Schweinen die knöcherne Anlage des Unterkiefers als eine dünne Lamelle lateral vom Meckel'schen Knorpel in einiger Entfernung davon auftritt, erst später wird auch eine zweite Lamelle sichtbar, welche zwischen der ersten und dem Meckel'schen Knorpel, dem letzteren nahe, auftritt.

Bei all' diesen Untersuchungen ist die Bildung des knöchernen Unterkiefers hauptsächlich in ihrer Relation zum Meckel'schen Knorpel berücksichtigt worden. Untersucht man die Entwicklung desselben bei Hühnerembryonen, und zwar mit Rücksicht auf die Insertion der Kaumuskulatur, so findet man Folgendes (Fig. V):

Die erste Anlage des knöchernen Unterkiefers tritt hier auf der lateralen Seite, und zwar ungefähr in der Mitte des bindegewebigen Ringes, auf, der den Meckel'schen Knorpel umgibt. Sehr bald nimmt die Knochenanlage gegen den Meckel'schen Knorpel an Ausdehnung zu, so dass das Bindegewebe hier vollständig schwindet. Nicht so aber gegen die laterale Seite hin. Hier bleibt noch lange

(meine Beobachtungen reichen bis inclusive den 13. Tag) ein breiter bindegewebiger Ring bestehen, der sich continuirlich in den bindegewebigen Ring fortsetzt, welcher, noch knochenfrei, den Meckelschen Knorpel an der medialen Seite begrenzt. Wir fanden aber, dass in jenen Stadien der Entwicklung, wo die Bildung des knöchernen Unterkiefers noch nicht begonnen hat, die Muskelfaser sich nicht direct an dem Meckel'schen Knorpel inserirt, sondern in der frühesten Zeit an dicht gedrängte embryonale Bindegewebszellen, später an den bindegewebigen Ring, der sich aus jenen, um den Meckel'schen Fortsatz herum, herausbildete. In diesem bindegewebigen Ringe bildet sich der knöcherne Unterkiefer so, dass er zwischen dem Meckel'schen Knorpel und dem Muskelansatze, von letzterem durch eine bindegewebige Zone getrennt, Platz greift. Dieselben Muskelfasern also, die wir früher durch Vermittlung von Bindegewebe an den Meckel'schen Knorpel geheftet sahen, treffen wir später durch Vermittlung desselben Gewebes an den knöchernen Unterkiefer fixirt, die Veränderung besteht blos darin, dass sich zwischen Muskelansatz und Meckel'schen Knorpel Knochen eingeschoben hat, ohne dass hierbei die Muskelinsertion eine Verschiebung hätte erleiden müssen. Wenn dann später um den ganzen Meckel'schen Knorpel herum sich Knochen gebildet hat, dann findet man auch selbstverständlich die Insertion sämmtlicher Kaumuskeln am knöchernen Unterkiefer.

Bezüglich der Ursache, welche die im ausgebildeten Huhne herrschende Verlaufsrichtung der einzelnen Kaumuskeln bestimmt, kann ich nur im Allgemeinen auf die Wachsthumsverhältnisse und den dadurch bedingten Wechsel im Verhältnisse der einzelnen Theile des Kauapparates, d. h. der Muskeln und des Meckel'schen Knorpels, beziehungsweise des knöchernen Unterkiefers, zu einander hinweisen und sagen, dass von dem Zeitpunkte an, wo der knöcherne Unterkiefer sich durch Apposition auszudehnen beginnt, auch die namhaftesten Veränderungen in der Verlaufsrichtung der Muskeln auftreten. Die Maxilla inferior bildet sich, wie gesagt, erst an der äusseren Seite des Meckel'schen Knorpels und dehnt sich sehr bald in lateraler Richtung, ebenso nach oben und unten aus, so dass sie wie eine Spange den Meckel'schen Knorpel umfasst. Während nun ein Theil der Kaumuskeln sich noch an das Bindegewebe um den Meckelschen Knorpel inserirt, ist ein anderer Theil schon am knöchernen Unterkiefer befestigt, und da die Insertion schon gegeben ist und unverrückt am Knochen bleibt, dieser aber sich immer mehr und

mehr ausdehnt, so muss ihm nothwendiger Weise der Muskel folgen und sich von den noch am Meckel'schen Knorpel haftenden Partien trennen. Wenn wir ausserdem noch der Wirkung der von der Peripherie her zwischen die Muskeln sich hineindrängenden Bindegewebszüge Rechnung tragen, so ist es leicht begreiflich, dass die gemeinsame Muskelanlage in mehrere Einzeltheile zerfallen muss und dass diese gleichzeitig eine andere, den Knochenformen entsprechende Verlaufsrichtung nehmen müssen.

Es erübrigt mir noch das Verhältniss der Kau- und Augenmuskeln zu einander bei Hühnerembryonen zu besprechen.

Liest man die in der Literatur vorhandenen Angaben über die Innervation beider Muskelgruppen, dann findet man, dass diese noch keineswegs zur Genüge festgestellt ist. Und doch ist diese Frage von der grössten Bedeutung, da ja Fürbringer (Zur vergl. Anatomie der Schultermuskulatur, 1. Th. Jena'sche Zeitschrift, Bd. VII, 2. Th., Bd. VIII, 3. Th. Morphol. Jahrbücher, Bd. I) dargethan hat, dass zur Charakterisirung eines Muskels, zur Festsetzung seiner verwandtschaftlichen Beziehungen zu anderen, die Kenntniss seiner Nervenversorgung unumgänglich nothwendig ist. Bei höheren Wirbelthieren ist wohl kein Zweifel darüber vorhanden, dass Kau- und Augenmuskeln selbständig innervirt werden, aber anders ist die Sache bei niederen Wirbelthieren. So bestreitet Johannes Müller (Abhandlungen der Berliner Akad., 1844) die Selbständigkeit der Augenmuskelnerven bei Lepidosteus; bei Petromyzonten sollen nach Stannius (Lehrbuch der vergleichenden Anatomie, 1846) mit Ausnahme des M. rectus sup., internus und obliquus sup., die übrigen Augenmuskeln vom Nervus trigeminus versorgt werden. Auch bei nackten Reptilien, sagt Stannius, stammen die Augenmuskelnerven theilweise aus der Bahn des Nervus trigeminus. Gegenbauer (Ueber die Kopfnerven von Hexanchus, Jena'sche Zeitschrift für Naturwissenschaften, Bd. VI, 1871; Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere, 3. Hft. Das Kopfskelet der Selachier, 1872) spricht sich gegen die Selbständigkeit der Augenmuskelnerven bei Selachiern aus. Huxley (Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere, 1873) behauptet, dass bei Lepidosiren die drei motorischen Nerven des Augapfels vollständig mit der Pars ophthalmica des 5. Paares verschmolzen sind. In Uebereinstimmung mit Stannius constatirt auch er die Innervation der Mm. rectus extern., inferior und obliquus infer. durch den Ramus ophthalmicus des Trigeminus bei Petromyzonten. Und selbst bei

den Amphibien noch sollen die Augenmuskelnerven mehr oder weniger mit dem Trigeminus verschmolzen sein. Fürbringer (Untersuchungen zur vergl. Anatomie der Muskulatur des Kopfskelettes der Cyclostomen, Jena'sche Zeitschrift für Naturwissenschaften, Bd. IX, 1875) lässt es unentschieden, ob bei Petromyzonten trochlearis und abducens Zweige des Trigeminus sind oder nicht.

Für die Selbständigkeit der Augenmuskelnerven bei den Ganoiden spricht sich H. Schneider (Die Augenmuskelnerven der Ganoiden, Jena'sche Zeitschrift f. Naturwissensch., 1882) aus; er widerlegt namentlich die von Johannes Müller bezüglich des Lepidosteus gemachten Angaben über die Theilnahme des Trigeminus an der Innervirung der Augenmuskeln.

Auf Grund dieser, wenn auch einander widersprechenden Angaben prüfte ich, ob beim Huhnembryo zwischen Kau- und Augenmuskeln eine verwandtschaftliche Beziehung existire oder nicht, wenn auch dieser Annahme vom entwicklungsgeschichtlichen Standpunkte insofern Misstrauen entgegengebracht werden musste, als die Untersuchungen von Balfour (Development of the elasmobranch fishes) und von Milnes-Marschall (The development of the cranial nervs in the chick) nachgewiesen haben, dass die Anlage der Augenmuskelnerven getrennt von der Anlage des Trigeminus erfolgt.

Beim ausgewachsenen Huhne sind die Augenmuskeln, die Mm. recti, obliqui, der pyramidalis und quadratus von den Kaumuskeln durch den M. depressor palpebrae infer. getrennt, welcher membranartig den Augapfel an seiner ventralen und lateralen Seite deckt und eine muskulöse Scheidewand darstellt, welche den Inhalt der Augenhöhle gegen die Schläfenseite abgrenzt. Die Innervation beider Muskelgruppen ist vollständig getrennt, indem die Kaumuskeln und der Depressor palpebr. infer. vom Nervus trigeminus, die Augenmuskeln aber vom Oculomotorius, Trochlearis und dem Nerv. abducens versehen werden.

Bis zum achten Tage der Entwicklung des Hühnerembryos liegen Kau- und Augenmuskeln viel weiter von einander entfernt als im ausgewachsenen Thiere. Während hier beide Muskelgruppen in Contact stehen und nur durch die äusserst dünne muskulöse Membran des M. depressor von einander geschieden werden, trennt sie dort eine breite Lage embryonaler Bindegewebszellen, deren Mächtigkeit abnimmt, je mehr sich die Reihenschnitte in frontaler Richtung von der Mundbucht entfernen. Muskelfasern liessen sich in dem verbindenden Gewebe nicht mit Bestimmtheit nachweisen. Vom achten

Tage an trifft man ein verändertes Stadium, in welchem Kau- und Augenmuskeln einander näher gerückt sind, und je mehr sich der Embryo entwickelt, je grösser die Ausdehnung der Muskeln wird, desto geringer wird die Distanz zwischen ihnen, so dass beispielsweise am dreizehnten Tage an vielen Punkten ein so inniger Contact zwischen Kau- und Augenmuskeln ohne jegliche Trennung durch dazwischen liegendes Fett oder Bindegewebe angetroffen wird, dass man nur durch die Verschiedenheit der Faserrichtungen und durch die topographischen Verhältnisse beide als selbständige Gruppen zu erkennen vermag.

Entwicklungsgeschichtlich lässt sich aber zwischen Kau- und Augenmuskeln beim Huhnembryo ebensowenig eine verwandtschaftliche Beziehung, respective gemeinsame Anlage feststellen, wie für deren Nerven, nach den Untersuchungen von Balfour und Milnes-Marschall, eine solche constatirt werden konnte.

Wenn wir nun in Kürze die hier mitgetheilten Ergebnisse über die Entwicklung der Kaumuskeln zusammenfassen, so kommen wir zu folgenden Schlüssen: 1. Die Kaumuskeln bilden ursprünglich bei Hühnerembryonen eine gemeinschaftliche zusammenhängende Masse, welche durch Neubildung von Muskelfasern aus den vom Mesoderm abstammenden Bildungszellen sich mehr und mehr vergrössert. 2. Die Trennung der gemeinsamen Anlage in die einzelnen Kaumuskeln erfolgt durch bindegewebige Faserzüge, welche von der Peripherie her in die Muskelmasse eindringt, und durch die Entwicklung des knöchernen Unterkiefers, durch dessen Ausdehnung diejenigen Muskeln, welche an ihm haften, von denjenigen losgetrennt werden, welche noch am Meckel'schen Knorpel inseriren. 3. Die Richtungsänderung des Faserverlaufes kommt dadurch zu Stande, dass die Muskeln sich den Formveränderungen des Unterkiefers anpassen. 4. Die Insertion, welche anfangs an dem Bindegewebe um den Meckel'schen Knorpel sich findet, bleibt an demselben Bindegewebe auch in späterer Zeit, wo schon der knöcherne Unterkiefer entwickelt ist, weil dieser zwischen Muskelansatz und den Meckel'schen Knorpel eingeschoben wird. Eine Verschiebung der Insertionsstelle im Sinne der Autoren findet nicht statt. 5. Der M. mylohyoideus verhält sich bezüglich der Insertion ähnlich den Kaumuskeln. 6. Augen und Kaumuskeln haben beim Huhnembryo getrennte Anlagen, sie liegen aber in einem gewissen Stadium der Entwicklung unmittelbar nebeneinander, ohne jegliche Trennung durch dazwischen liegendes Fett oder Bindegewebe.

Erklärung der Abbildungen.

Fig. I. Jüngste Anlage der Kaumuskeln beim Huhnembryo. 125 St. bebrütet. Schiefe Frontalschnitt. (Reichert, Ocul. III. Object. 4.)

Fig II. stellt die Muskeln desselben Stadiums bei stärkerer Vergrösserung dar. Man sieht das dichtere Bindegewebe an einer und das lockere an der anderen Insertionsstelle. (Reichert, Ocul. III. Object. 8.)

Fig. III. Frontalschnitt eines Huhnembryos, der in der Entwicklung weiter vorgeschritten war, als I. (Reichert, Ocul. III. Object. 4.)

Fig. IV. Frontalschnitt eines 176 St. lang bebrüteten Huhnembryos; das umgebende Bindegewebe wuchert zwischen die Kaumuskeln hinein. (Reichert, Ocul. III. Object 4.)

Fig. V. Frontalschnitt eines 304 St. alten Huhnembryos. (Reichert, Ocul. III. Object 4.)

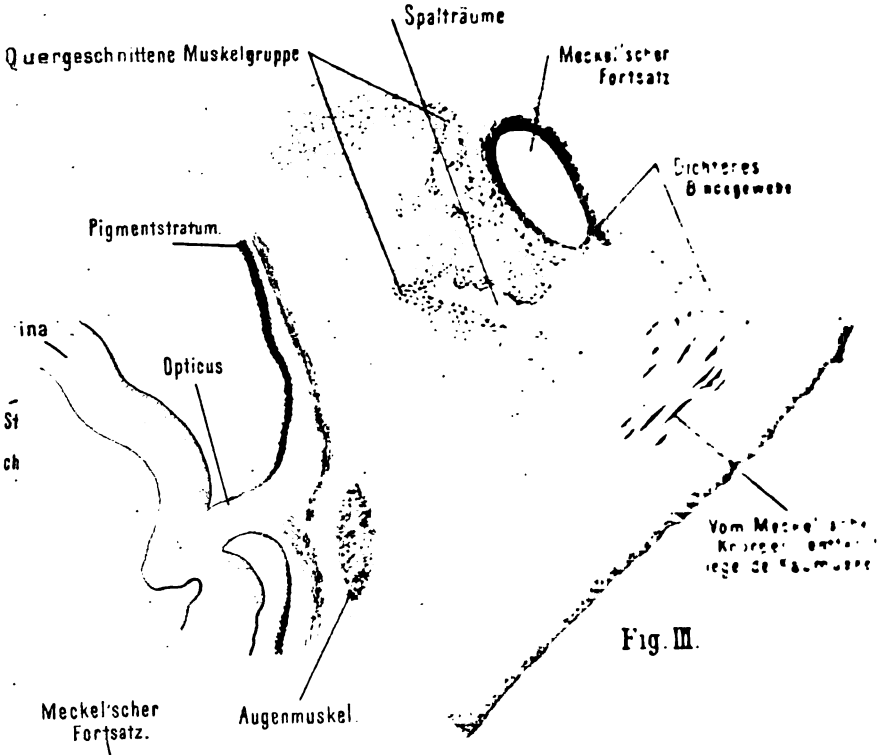

Spalträume
Quergeschnittene Muskelgruppe
Meckel'scher Fortsatz
Pigmentstratum
Opticus
Augenmuskel

Fig. III.

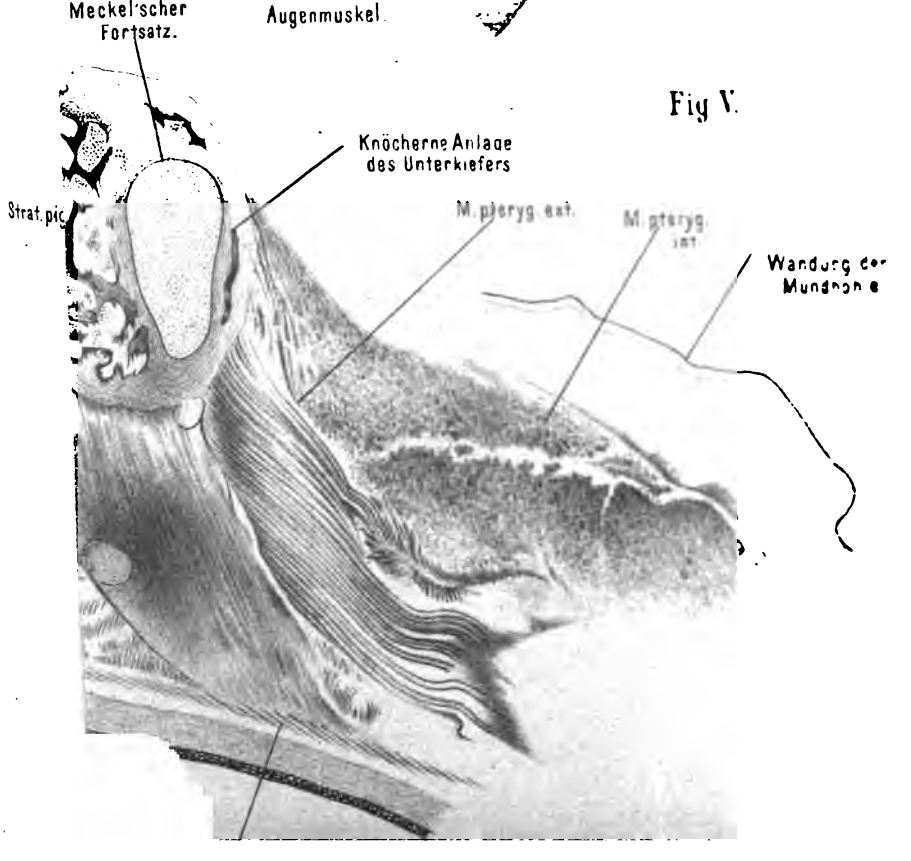

Meckel'scher Fortsatz.
Knöcherne Anlage des Unterkiefers
M. pteryg. ext.
Wandung der Mundhöhle

Fig V.

III.

Untersuchung über Herz, Pericard, Endocard und Pericardialhöhle.

Von

Albert Blaschek,

medic. cand.

(Mit 3 Holzschnitten.)

Die älteren Arbeiten Reichert's und Remak's, die neueren von Gasser, Oellacher, Schenk, Dareste bezüglich der ersten Anlage des Herzens und der Pericardialhöhle, bezüglich des Verhältnisses letzterer zum Pleuroperitonealraum, das Interesse, das die Entwicklung eines so wichtigen und integrirenden Organes darbietet, andererseits aber die Entstehungsweise, hier die unpaarige, dort die paarig-symmetrische Anlage, wodurch in der sonst so einheitlichen Entwicklung der Thierreihe ein unvermittelter Abstand, ein Sprung zu entstehen scheint, diese Umstände mögen es rechtfertigen, mögen den Grund angeben, der mich bewogen, die erste Herzanlage von Bufo, Rana, Axolotl näher zu studiren und zwischen ihr und der schon so oft und trefflich bearbeiteten Anlage des Vogel- und Säugethierherzens eine Paralleie zu ziehen. Das Resultat dieser meiner Beobachtungen war, dass die beim ersten Anblick so differente Herzanlage thatsächlich derselbe Bildungsvorgang ist, dass nur durch gleichzeitige Bildung anderer Organe Umstände gesetzt werden, die eine andere Configuration und eine scheinbar andere Entwicklungsweise des Herzens bedingen.

Nebstdem fand ich aber noch eine Reihe von Vorgängen, welche sowohl über die Entwicklung des Endo- und Pericard, über den Zusammenhang der Aorta und des Herzens, sowie über jene Scheidewand, welche den Raum des Herzbeutels vom Pleuroperitonealraume trennt, einige Auskünfte zu geben im Stande sind.

Die ersten Ansichten über die primitivsten Stadien der Herzbildung rühren von Reichert und Remak her, und wenn auch deren Ansicht nicht dieselbe war, so stimmten sie doch in einem Punkte überein: das Herz entstehe als solides Gebilde und erst ein secundärer Process der Aushöhlung bedinge das Entstehen seines Hohlraumes.

Nach Reichert entsteht das solide Herz aus einer vorspringenden Dottermasse und die Scheidung der Pericardial- und der Pleuroperitonealhöhle ist anfangs nur eine unvollständige, durch die Membrana reunieus und die Kiemenbogenträger gebildete; später erst soll eine vollständige Scheidung beider Räume durch eine sich entwickelnde Grenzwand entstehen.

Remak hingegen sprach die Ansicht aus, dass die sogenannte Schlundplatte einem Aushöhlungsprocesse, und zwar in jener Partie anheimfalle, die dem Orte des Zusammentreffens der beiden anfangs selbstständigen Pleuroperitonealhöhlen entspricht.

Die Ansicht, das Herz entstünde als solider Körper, ist allgemein verlassen, seitdem durch Schenk und andere Arbeiten der neueren Epoche die Bildung des Herzens als hohler Raum in der bestimmtesten Weise nachgewiesen wurde.

Oellacher, der die Herzbildung bei Bufo cinereus genauer verfolgte, fand, dass die ventrale, von der Anlage des Centralnervensystems am weitesten abstehende Partie der Splanchnopleura anfangs eine schwache, später eine stärker und stärker ausbiegende Absackung bilde, die mit der somatischen Pleura beiderseits einen keilförmigen Raum conformirt.

Diese Aussackung ist nun, wie man sich an Querschnitten, die vor und hinter dem Mittelpunkte des später gebildeten schlauchförmigen Herzens überzeugen kann, von weniger tiefer Dimension, als dies gerade im Mittelpunkte der Fall ist: dabei sind aber die Tiefendimensionen in gleicher Entfernung von der Herzmitte keineswegs gleich, sondern man kann die hinteren als die bedeutenderen bezeichnen.

Später schnürt sich nun die hier erwähnte Absackung von der Splanchnopleura, dem Orte ihrer Genese, ab und eine gewisse Zeit kann man noch zwischen beiden ein sagittales Hängeband, gleichsam ein Mesocard. posterius, das sich am Querschnitte als sagittaler Zellstreif darstellt und die Splanchnopleura mit dem Herzen verbindet, wahrnehmen.

In Balfour's vergleichender Embryologie findet man eine Darstellung der Herzhöhlenentwicklung, die wesentlich darin besteht, dass in der ventralen Partie der Splanchnopleura eine Spaltung entsteht, bei welchem Vorgange das dorsalwärts gelegene Blatt seine ursprüngliche Lage beibehält, das ventrale hingegen sich von ersterem abhebt und gegen die Somatopleura hin ausbuchtet. Der dadurch entstandene Spaltraum erscheint am Querschnitte nach unten zu convex, nach oben hin plan oder etwas concav begrenzt, und ist zu gleicher Zeit von einem Protoplasmanetze durchzogen, das später der Resorption anheimfällt.

Was die Anschauungen über die Bildung des Vogel- und Säugethierherzens betrifft, so ist sie eine einheitliche, und die in Kölliker's Entwicklungs-Geschichte gegebene Darstellung der genetischen Vorgänge die jetzt noch massgebende.

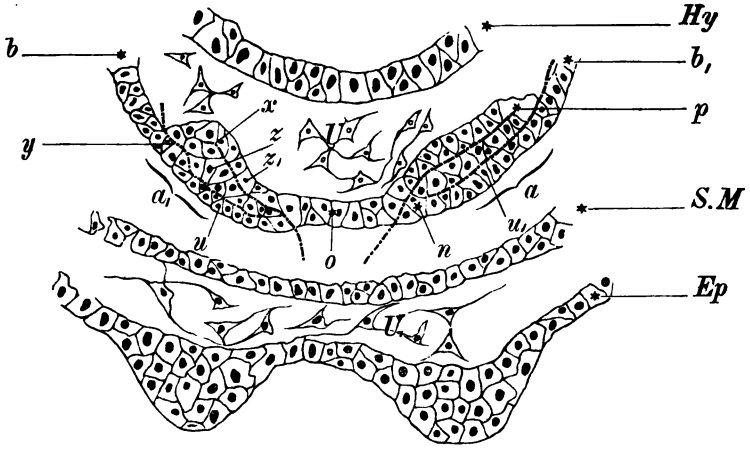
Die Embryonen, die ich untersuchte, waren solche von Rana Bufo cinereus und Axolotl in Chromsäure gehärtet und nachher in eine Mischung von Alkohol, Glycerin und Wasser eingelegt; die Färbungsmethode ammoniakalischer Carmin und die Einbettung Gelatine.

Bevor noch die erste Anlage des Herzens wahrzunehmen ist, bevor überhaupt noch das geringste Anzeichen der beginnenden Ausbiegung, das heisst einer Abhebung der spl. Pleura von dem zwischen ihr und dem Darmdrüsenblatt befindlichen, der Urwirbelplatte entstammenden Zellstratum zu erkennen ist, bemerkt man, wie dies auch in den Abbildungen Oellacher's („Herz- und Pericardialhöhle") richtig gezeichnet ist, dass zwei Partien der spl. Pleura (Fig. 1. *a* und a_1), die von einem Punkte der durch den Schnitt einer sagittalen Ebene mit dem ventralen Theil der spl. Mesoblastplatte entstanden gedacht wird (Fig. 1, Punkt *o*), radial gerechnet eine bedeutendere Dicke aufweisen, als dies vielleicht auf einem höher gelegenen, dem Uebergange der somatischen in die splanchnische Pleura genäherten Punkte *b* (Fig. 1) oder im Schnittpunkt *o* (Fig. 1) selbst der Fall ist.

Im Umkreise des Punktes *b*, oder ganz im Anfange der Entwicklungsvorgänge auch im Umkreise von *o* fand ich die spl. Pleura stets nur aus einer Zellenlage bestehend; die beiden Partien *a* und a_1 hingegen erscheinen dreischichtig, wobei jedoch zu bemerken ist, dass sowohl in dem zwischen den beiderseits verdickten Partien gelegenen einfachen Zellstratum, als auch gegen den Punkt *b*, also medullarwärts, keineswegs ein allmäliger Uebergang stattfindet, sondern

eine plötzliche Dickenzunahme und ebenso plötzliche Abnahme constatirt werden kann. Anfangs hielt ich diese Verdickungen für Producte local stattgehabter Processe der Zellvermehrung, die, räumlich betrachtet, in zwei auf der spl. Pleura der Längsachse des Embryos parallel gezeichneten Linien stattfinden, und glaubte, die Herzabsackung käme dadurch zu Stande, dass die eben beschriebenen Partien ein stärkeres Wachsthum zeigten, als die zwischen ihnen in der embryonalen Längsachse selbst gelegene einfache Zellplatte. — Wäre nun diese Ansicht richtig, so müssten, der localen Zellvermehrung entsprechend, Zelltheilungen in jenen seitlichen verdickten Partien *a* und a_1 zu finden sein, wie man ja das an allen Orten findet, wo locale Epiblastverdickung, z. B. bei der ersten Anlage der

Fig. 1.



Linse des Auges etc., stattfindet. Es zeigen sich aber hier im Verhältnisse zur einschichtig gebliebenen Partie der spl. Pleura keine Anhaltspunkte, die auf eine locale Zellenvermehrung hindeuten. Es ist mithin klar, dass diese Verdickungen entweder in einem weit früheren Stadium, wo vielleicht die beiden Mesoblastschichten sich noch nicht getrennt hatten, durch locale Zellvermehrung zu Stande kamen, oder dass wir hier nicht eine, sondern mehrere über und dicht aneinander liegende Schichten von gleicher Herkunft, also gleichem Materiale, vor uns haben. Die Betrachtung jener Stadien der Entwicklung, wo gerade die Spaltung des anfangs einheitlichen Mesoblasts in zwei Lamellen stattfindet, lehrte mich, dass zwar im Allgemeinen die Dicke der Splanchnopleura von der ventralen zur

dorsalen Seite hin zunehme, diese Zunahme jedoch stets eine unbedeutende ist, vor Allem niemals durch Mehrschichtigkeit zu Stande kommt, sondern nur auf der Verschiedenheit der Grössendimension der Zellen selbst beruht. Es sind demnach die am Querschnitte weiter oben gelegenen, der Urwirbelplatte genäherten spl. Pleurazellen grösser, höher und besitzen einen grösseren radialen Dickendurchmesser; die weiter unten, also ventral gelegenen Zellen sind kleiner und flach; zu dieser Sorte gehören auch jene Zellen, die an der Stelle des Punktes *o* und zwischen den Partien *a* und a_1 gelegen sind.

Der Grund dieser von der dorsalen zur ventralen zunehmenden Zellgrösse ist darin zu suchen, dass schon vor der Spaltung des Mesoblasts in Splanchno- und Somatopleura dasselbe in seiner Totalität ein gleiches Verhalten zeigte, wie später jedes einzelne der beiden Spaltproducte. Man kann sich ja an jedem Schnitte, der in diese Epoche des ungetheilten Mesoblasts hineinfällt, leicht überzeugen, dass die hier gegebene Beschreibung zutrifft, d. h. dass sich unter gleichzeitiger Abnahme der Zellgrössen das Mesoblast von der dorsalen zur ventralen Seite hin verschmälert, eine locale Zellvermehrung aber, welche eine radiale Dickenzunahme bedingen könnte, ist auch in diesem frühen Stadium absolut nicht nachweisbar.

Da mithin erwiesen ist, dass weder in vorangegangenen Epochen eine Verdickung, d. h. eine Vermehrung der Zellreihen stattfand, noch im Stadium der Herzentwicklung eine solche stattfinden konnte, so kann der Grund dieser eigenthümlichen Erscheinung nur in einer Mehrschichtigkeit zu suchen sein.

Man bemerkt bei längerer Untersuchung sehr oft, dass sich bei den mehr oder weniger deutlich dreischichtigen Zelllagen *a* und a_1 bei zufällig eingetretenem mechanischen Druck Sprünge und Lücken zeigen, die niemals radial, sondern stets circulär-parallel dem Verlaufe und der Rundung der Splanchnopleura dieses Stadiums auftreten.

Die durch mechanische Ursache häufig auftretenden, in Fig. 1 durch *x* und *y* bezeichneten Risse deuten schon darauf hin, dass hier keine Verdickung stattfand, da ja sonst die Zellcohärenz in den diversen Fugen gleich sein, also Risse nach allen Richtungen hin entstehen müssten, sondern dass drei Schichten miteinander verklebt aufeinander liegen und die constituirenden Elemente alle untereinander gleich sind.

Bei Embryonen sehr früher Stadien fand ich diese drei durch Faltung entstandenen Schichten miteinander noch nicht verklebt, sondern durch deutliche Spalten getrennt, zu gleicher Zeit bemerkte ich jedoch, dass die einzelnen Zelllagen mit einander und mit der übrigen Splanchnopleura in continuirlichem Zusammenhange stehen, dass die Splanchnopleura rechts und links von der Sagittalebene in einer gewissen Längenausdehnung, die der Länge des späteren Herzens entspricht, eine symmetrische Falte bildet. Folgt man nun dem Zuge der spl. Pleura vom Punkte b_1 (Fig. 1) aus nach unten, so gelangt man zuerst in der Rundung abweichend eine gewisse Strecke weit gegen den tiefsten Punkt der ventralen Seite des Embryo (Fig. 1, *o*), hierauf tritt eine scharfe Abknickung (*n*, Fig. 1) ein und die ganze Zellreihe wendet sich in der Art, dass ihr Verlauf dem früher beschriebenen entgegengesetzt erscheint. Diese Richtung schlägt die Splanchnopleura in nicht so langer Ausdehnung ein, als es bei der früheren der Fall war, und nun tritt abermals eine scharfe Abknickung (Fig. 1, *p*) auf. Der Verlauf der Zellplatte ist jetzt der nächst anliegenden Reihe entgegengesetzt und der zuerst beschriebenen gleich gerichtet. So wendet sich nun die letzte Windung der spl. Mesoblastlamelle ventralwärts, erreicht einen Punkt (*o*), wo sie den grössten (sagittalen) Abstand von der Anlage des Centralnervensystems aufweist und mit dem auf der anderen Seite gelegenen spl. Mesoblastblatte sich vereinigt hat. Denkt man sich nun diese Falten eng aneinander gelegt und die einzelnen Zellreihen der Verlaufsrichtung nach verklebt, so erhält man jenes Bild, das mit dem von Oellacher bis auf die Faltenbildung übereinstimmt.

Die durch eventuellen Druck zu Stande gekommenen Spalten begrenzen sich nun folgendermassen. Die eine (*x*), dem gedachten Centrum des Embryoquerschnittes genäherte greift von aussen nach innen ein, hört jedoch vor der zwischen Darmdrüsenblatt und spl. Pleura liegenden Urwirbelmasse in einer Distanz auf, die der radial gemessenen Dimension eines einzelnen spl. Mesoblast-Elements gleichkommt; die zweite (*y*), von letzterer mehr periphere Klaffung ist der erst beschriebenen parallel, greift von innen, d. h. von der Darmplatte Schenk's, ventral nach aussen und hört vor der Pleuroperitonealhöhle in gleicher Entfernung, wie es bei dem von aussen nach innen eingreifenden Spalte der Fall war, auf.

Diese letztere hat nun unzweifelhaft einmal, als ihr Abschluss noch nicht erfolgt war, mit der Urwirbelmasse communicirt, und

thatsächlich bemerkt man dann in späteren Stadien zwischen ihr und der ihr nach aussen hin folgenden Schichte Elemente, die allerdings in spärlicher Anzahl vorhanden sind, jedoch den Charakter von Urwirbelzellen erkennen lassen. Es ist unzweifelhaft, dass bei dem Vorrücken der Urwirbelmassen zwischen Hypoblast und spl. Pleura — derselbe Vorgang findet ja auch zwischen Epiblast und somatischer Pleura statt — jene Elemente ihren Weg in diesen im Querschnitte als Spalt sich kennzeichnenden Raum gefunden haben.

In späteren Stadien, nachdem eine innige Annäherung aller dieser drei durch Faltenbildung entstandenen Zellreihen zu Stande gekommen ist, findet man zwischen der externen und mittleren Zellreihe die eben besprochenen Elemente als dünne Schichte, deren Bedeutung ich im Verlaufe noch erwähnen werde.

In späteren Stadien, nachdem diese drei Splanchnopleuraschichten bereits übereinander gelagert sind, nachdem die bereits früher erwähnte Verklebung eingetreten ist, findet man zwischen der mittleren und externen Lamelle (*y*) die früher besprochenen Urwirbelzellen, während die innere und mittlere Lamelle dicht aufeinander liegen. Die Verklebung der inneren und mittleren Lamelle, also jenes Spaltes, der von aussen nach innen greift und blind endet, ist nur eine provisorische, und in späteren Stadien weichen beide auseinander, um einen Raum zwischen sich zu lassen (die Spalte *x*), der sowohl seitlich als gegen das Herz hin mit Elementen derselben Sorte ausgekleidet ist und dem später zu beschreibenden Pericardialraum entspricht. Die beiden mehr peripheriewärts gelegenen Spalten (Fig. 1, *y*) hingegen, die von innen nach aussen zu eingreifen, erscheinen am Querschnitt wie Ausstülpungen, die in der Mitte des späteren Herzens die grösste, vorne und hinten aber eine weit geringere Tiefe aufweisen. Diese beiden schmalen Divertikel auf dem Querschnitt treffen nun in bereits sehr frühen Stadien, wo ihre Lumina kaum erkennbar sind, zusammen und verschmelzen, kurze Zeit nachher bemerkt man noch jene aus ihren tiefsten Stellen hervorgegangene sagittale Scheidewand. Durch diesen Vorgang treffen nun auch die in den besprochenen Divertikeln enthaltenen Urwirbelzellen zusammen. Die erwähnte Scheidewand fehlt jedoch in Stadien der späteren Entwicklung vollständig. Wenn es sich nun darum handeln würde, zu erklären, wieso die vorher besprochenen Falten zu Stande kommen, so könnte Folgendes vielleicht einige Anhaltspunkte liefern. Denkt man sich Somato- und Splanchnopleura noch zum einheitlichen un-

getheilten Mesoblast vereint, so würde durch stärkeres Wachsthum, das ja die Ursache so vieler Faltenbildungen ist, eine Einfaltung niemals stattfinden können; denn das ganze Mesoblast wächst gleichmässig. Da jedoch splanchnische und somatische Pleura durch den Pleuroperitonealraum getrennt sind, so ist die Circumferenz des splanchnischen Mesoblastes entschieden kleiner als die der somatischen Pleura; beide Pleuren müssen nun ab origine dieselbe Wachsthumspotenz besitzen; der splanchnische Mesoblast muss daher, um sich auf eine grössere Fläche auszubreiten, zur Bildung der besprochenen Falten führen.

Ein zweites weiter vorgeschrittenes Stadium der Herzentwicklung bei Bufo zeigt Fig. 2.

Man hat die Aussackung (Fig. 2) *m*, *n* stets nur als eine einfache, von der splanchnischen Pleura ausgehende aufgefasst; nach der vorhergehenden Erörterung ergibt sich aber, dass sowohl die Zellreihen *f*, *g*, als auch *i* der Splanchnopleura angehören. Die beiden in Fig. 1 als *x* und *y* bezeichneten Spalträume sind auch hier vorhanden, *y* aber erweitert sich später und wird mit Urwirbelzellen erfüllt, *x* bleibt hingegen auf früherem Stadium. Zu gleicher Zeit mit der Erweiterung des Spaltraumes *y* (Fig. 1) findet ein successives Herabdrücken, mit Zellvermehrung der Urwirbelmassen begleitet, statt. In dem Masse nun, als die Aussackung Fig. 1 (*m*, *n*) an Tiefe zunimmt, bemerkt man, dass mit langen Fortsätzen versehene Zellen den sich erweiternden Raum einnehmen und ihrer Gestalt entsprechend ein eigenthümliches, aus protoplasmatischen Balken bestehendes Netzwerk (Fig. 2, *R*) formiren. Letzteres bleibt nun in seiner ursprünglichen Gestalt oft so lange bestehen, bis sich die obere Herzwand ausgebildet, d. h. das Herz sich vollständig abgesackt hat.

Dass die besprochenen, mit diesen protoplasmatischen Ausläufern versehenen Zellen Urwirbelelemente sein müssen, geht daraus hervor, dass sie erstens mit jenen, die man in der Umgebung des Medullarrohres constant antrifft, genau übereinstimmen, und zweitens deren successives Hinabrücken genau verfolgt werden kann.

Woher sollten sie denn überhaupt in die Rinne der splanchnischen Pleura gekommen sein? Sie müssten denn selbst den Elementen des Hypoblasts oder der Splanchnopleura entstammen, gegen welche Ansicht ihr ganzer Bau sprechen muss; weiters findet man auch niemals einen Zusammenhang mit den letzterwähnten Schichten, stets

aber den mit der Urwirbelmasse. Zu jener Zeit, wo die Rinne des Herzschlauches noch gegen die Urwirbelmasse hin offen steht und mit Urwirbelzellen angefüllt wird, bemerkt man auch in den zwischen Herzanlage und Entoderm gelegenen Zellen bedeutende Unterschiede; alle entstammen zwar der Urwirbelmasse, haben jedoch differente Charaktere angenommen. Ein Theil derselben wandert in das Herz (Fig. 2, R_1), die anderen nehmen an der Entwicklung der Leber wesentlichen Antheil (Fig. 2, *M*).

An Durchschnitten kann man bemerken, dass jene Ausstülpung, die zur Leber wird, nicht genau die Medianlinie einhält, sondern etwas nach links hinneigt. Das Lumen dieses von Elementen des Darmdrüsenblattes ausgekleideten Divertikels erscheint am Querschnitte niemals rund, sondern stets in die Länge gezogen.

Nach Schenk bilden nun die Elemente des Darmdrüsenblattes nicht alle drüsige Organe, sondern bekleiden nur deren Ausführungsgänge.

Diese Ausstülpung liegt nun zwischen Darmdrüsenblatt und splanchnischer Pleura, also mitten in der Urwirbelmasse, welche zwischen beiden liegt, und zwar in jenem ventral gelegenen Theil derselben, der mit der Entwicklung des Herzens successive an Dicke zunimmt.

An horizontalen Schnitten, die Herz und Leber zugleich treffen, sieht man, dass von der Peripherie der Leber her Urwirbelzellen zwischen die ihr angehörigen Elemente eindringen und durch intensive Färbung auffallen.

Es rührt dies daher, dass die Färbung hauptsächlich die Kerne trifft, die Dotterblättchen hingegen (Bufo, Rana, Axolotl) gar nicht gefärbt werden, und bekanntlich in den Zellen des Darmdrüsenblattes letztere, in den Urwirbel-Elementen erstere vorherrschen.

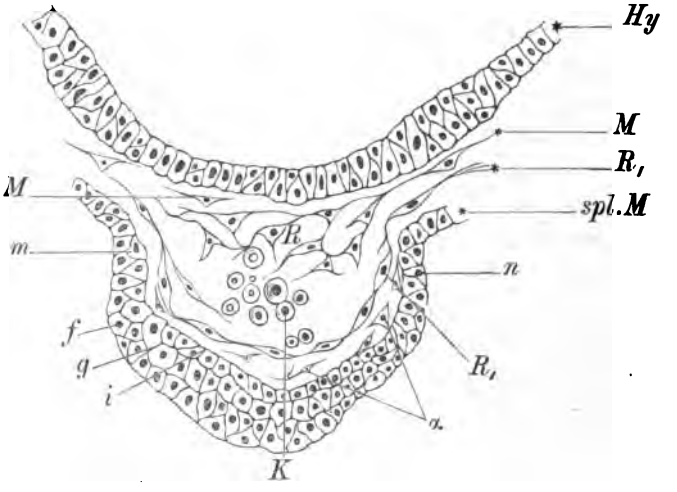
Man kann weiters beobachten, dass das besprochene Eindringen nicht überall gleichmässig vor sich geht, sondern an einigen Punkten mehr, an anderen weniger, so dass am Querschnitt radiale Strahlen von Urwirbelzellen auftreten. Zwischen je zwei Strahlen entsteht ein Intervall, wo eine Invasion sehr spärlich oder gar nicht zu constatiren ist; diese eindringenden Elemente sind von der Form *M* (Fig. 2). Aus diesen Zelllagen scheinen sich nun einerseits die Leberzellen selbst, andererseits jene Bindegewebsmassen zu entwickeln, die man in der Leber des erwachsenen Thieres als interlobuläres Bindegewebe bezeichnet. Es stimmt ja thatsächlich diese Auffassung mit jener

von der Entstehung bindegewebiger Elemente zwischen den Infundibulis der Lunge.

Oberhalb der Herzausstülpung trifft man nun namentlich bei weiter gegen das Herzende hin geführten Schnitten auch an solchen, die Herz und Leber zugleich treffen, nebst den schon besprochenen leberbildenden Zellen, der Herzwand dicht anliegend, eine ganz eigenthümlich charakteristische Zellform; es ist dies die zweite Form der metamorphosirten Urwirbelzellen (R_1, Fig. 2).

Diese Zellreihe (Fig. 2, R_1) ist die sogenannte innere Herzhaut und constituirt in selber Form auch die Auskleidung des embryonalen Vogel- und Säugethierherzens.

Fig. 2.



Es könnte vielleicht naheliegen zu behaupten, diese auskleidenden Zellen seien Product der ihnen dicht anliegenden Splanchnopleura; doch habe ich deren Entstehen bei Bufo und Rana beobachtet und die Zellreihe continuirlich bis in die zwischen splanchnischer Pleura und Entoderm gelegenen Urwirbelmassen verfolgen können. Die am meisten vom Herzen entfernten Glieder dieser Reihe haben nicht mehr jenen ausgesprochenen Charakter, wie er sich an den innerhalb des Herzraumes gelegenen Elementen stets nachweisen lässt.

Von dieser Zellreihe sagt Schenk in seiner vergleichenden Embryologie: Er könne nicht genau angeben, aus welchem Substrat des embryonalen Leibes sie hervorgingen, es sei jedoch wahrscheinlich, dass sie Producte der Wirbelplatten seien. Man bemerkt nun

auch, dass diese Gebilde — es sind spindelförmige Zellen — stets von dem mehr peripher gelegenen schütteren Theile des Urwirbelstratums herstammen, dass hingegen der mehr central gelegene dichtere Theil zum früher besprochenen Aufbau der Leber benützt wird. Beim Huhn und Säugethier zeigen die Bilder der frühesten Herzanlage die vollkommen in sich geschlossenen Herzhäutchen.

Ich überzeugte mich, dass in einem sehr frühen Stadium das Entoderm und splanchnischer Mesoblast vor der Herzanlage, also mehr gegen den Centralcanal hin, nicht genau aneinander liegen, sondern einen schmalen Raum begrenzen, durch den es den Urwirbelzellen ermöglicht ist, in die primäre Herzfalte einzudringen; also auch hier stammt die innere Herzhaut aus den Urwirbelmassen.

Die Zellen der inneren Herzhaut sind, wie gesagt, von spindelförmiger Gestalt, besitzen lange Kerne, die entsprechend der Rundung des Herzens gestellt sind und es lauft das Protoplasma derselben beiderseits in fadenförmige Fortsätze aus, die sich mit ebensolchen benachbarten Zellen verbinden. Vom Kerne, der sehr gross, stark granulirt und intensiv gefärbt ist, sieht man feine protoplasmatische Fäden gegen die Peripherie der Zelle hinziehen und auf diese Art nach vielfacher Theilung ein räumliches Netz bilden, in dessen Maschen Dotterblättchen kleinerer Dimension eingelagert sind. Aehnliche Netze, jedoch gröberer Sorte, sieht man auch in den Entodermelementen; dem Zusammentreffen der protoplasmatischen Elemente entsprechend sind aber hier Punkte, die den Knoten eines Netzes gleichen, wahrzunehmen. Diese lassen eine bräunliche Färbung, die wohl auf Pigment zurückzuführen ist, erkennen.

In den früher beschriebenen Endocardzellen sind solche Knoten eben nur angedeutet, jedoch nicht pigmentirt.

Es ist nun gewiss merkwürdig, dass jene Zellauskleidung im Herzen der Amphibien zu einer Zeit sichtbar wird, in der die Herzhöhle, so weit sie überhaupt schon entwickelt ist, mit jener oben beschriebenen Zellmasse erfüllt ist, während beim Vogel und Säugethiere dieselbe (innere Herzhaut) in einem Stadium vollendet ist, wo im Herzen noch keine blutbildende Füllung beobachtet werden kann. Diese Erscheinung findet ihre Erklärung darin, dass die Zellinvasion das eine Mal durch eine kaum nachweisbare Spalte, das andere Mal durch einen breiten Raum geschieht.

Bemerkenswerth finde ich noch den Umstand, dass bei Bufo die Urwirbelmassen, die zwischen Hypoblast und splanchnischer

Pleura liegen, zu gleicher Zeit herabrücken, als sich am Querschnitte die Lumina von Gefässen zu zeigen beginnen. An Querschnitten, wo die Herzanlage noch kaum zu constatiren ist, bemerkt man nur ganz schwache Gefässstämme, je mehr aber die Zellmasse den Herzraum zu erfüllen strebt, desto stärkere Gefässe treten neben der Chorda auf.

Es scheint demnach zur gleichzeitigen Proliferation der Urwirbelelemente, zur gleichzeitigen Zerklüftung der Urwirbelplatten, noch die Bildung der Gefässe, respective ihre Raumverdrängung zum Hinabrücken der Urwirbelzellen beizutragen.

Aus all' dem geht nun hervor, dass die Herzhaut das spätere Endocard der Amphibien sowohl als der Vögel und Säugethiere seine Entstehung dem Urwirbelstratum verdankt. Der Unterschied aber zwischen dem Hinabrücken der Urwirbelzellen bei Vögel und Säugethieren einerseits, Amphibien andererseits, ist dann der, dass bei den Amphibien die Urwirbelzellen, die zum Aufbau der Leber verwendet werden, gleichzeitig mit den Zellen, die das Endocard constituiren, herabrücken, bei den Vögeln hingegen zuerst die Herzhautzellen (des noch nicht geschlossenen Schlundes wegen), die die Leber constituirenden Zellen aber erst später herabwandern.

Weiter nach aussen von der besprochenen inneren Herzhaut ihr dicht anliegend, bemerkt man eine Schichte von Zellen, die der Splanchnopleura ebenfalls nicht angehören und die den Charakter der Urwirbelzellen tragen (Fig. 2, α). Es folgt also auf die Endothelhaut nicht gleich die Splanchnopleura, sei sie nun gefaltet oder einfach, sondern zwischen beiden Schichten befindet sich ein Zellstratum, das zwar aus demselben Materiale wie das Endothelrohr entstanden ist, dessen Zweck und Charakter jedoch vom vorigen differirt.

Es ist nun sehr wahrscheinlich, dass diese Zellen zum Aufbau der Muskelsubstanz des Herzens verwendet werden, während die innere Herzhaut bekanntlich zu dem die innere Fläche des Herzens bekleidenden Epithel wird.

Woher diese muskelbildenden Urwirbelzellen kommen, ist unbekannt.

In einem gewissen Stadium der Entwicklung kann man, vom Centrum des Herzens aus gezählt, folgende Zelllagen unterscheiden:

1. Ein Netzwerk von Zellen (Fig. 2, *R*), die anfangs vereint sind, später jedoch getrennt werden; diese verschwinden später, nur die der inneren Wand anliegenden werden

2. zum Endothelrohr (Fig. 2, R_1).

3. Ein Urwirbelstratum (Fig. 2, α).

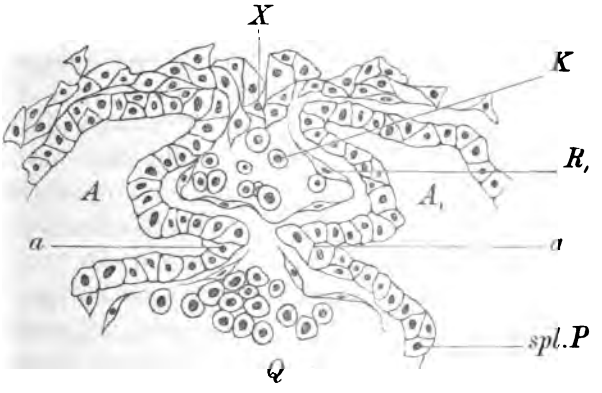
4. In sehr frühem Stadium nur eine einfache Schichte der Splanchnopleura; im späteren Stadium zwei verklebte Mesoblastlamellen (Fig. 1, $z\,z_1$), die ohne zellige Bindemasse einander anliegen.

5. Ein mit Urwirbelmassen erfüllter Raum (Fig. 1, y), der aus dem ursprünglichen Spalt hervorgeht.

6. Eine dritte splanchnische Mesoblastschichte, hierauf folgt der Pleuroperitonealraum.

In noch späteren Stadien tritt dann an der ventralen Seite der Herzanlage eine Verschmelzung der Zelllagen $u\,u_1$, Fig. 1, mit

Fig. 3.



dem somatischen Mesoblast (Fig. 1, *S. M*) ein. In diesem Stadium sind die Urwirbelzellen zwischen Entoderm und splanchnischer Pleura, sowie jene zwischen somatischer Pleura und Epiblast noch durch das erwähnte Zellstratum (Fig. 1, $u\,u_1$ und *S. M*) geschieden; dieses schwindet jedoch später und beide Urwirbelmassen (Fig. 1, U und U_1) treten miteinander in Verbindung.

Jetzt haben wir folgende Räume: Der Spalt x (Fig. 1) wird zur Pericardialhöhle, der Spalt y (Fig. 2) wird zur Scheidewand und beide Pleuroperitonealräume sind wenigstens in der Höhe des Herzens getrennt.

Eine andere höchst interessante Thatsache, die die Einmündung der Aorta in das Herz betrifft, fand ich an Schnitten, die so geführt waren, dass sie sich dem Vorderende des Herzens näherten.

Die beiden Enden der Falte (Fig. 3, A und A_1) haben sich hier, gleichzeitig mit jenen Vorgängen, die zur Herzentstehung führten, einander genähert, doch zeigt jede an dem einander zugewandten medianen Theil einen Eindruck, der zwei einander zusehende Concavitäten bildet.

Auf diese Art entstehen jederseits am Querschnitte zwei Lippen, die einander jedoch keineswegs gleich sind. Die untere (a) ist etwas länger, und dieses Paar berührt sich früher, verwächst und bringt ein Stadium zu Stande, in dem wir oberhalb des Herzens eine nach oben offene, von splanchnischer Pleura gebildete Rinne bemerken. Gehen wir in der Schnittreihe weiter vor, so treffen wir eine Zeit lang noch dasselbe, selbst der Grösse nach wenig variirende Bild, schliesslich geht aber jene Rinne, die dann schon nach oben zu geschlossen ist, in die Herzhöhle ein.

Die vorher beschriebene Rinne, also die künftige Aorta, birgt nun keinen leeren Raum, sie hat bei ihrer Bildung eine gewisse Partie von Urwirbelzellen Fig. 3 X umschlossen.

Aus den früher besprochenen vorderen Schnitten ist ersichtlich, dass der Bulbus aortae rundum (anfangs allerdings nur unten) von der Bekleidung der Splanchnopleura — aus der, wie vorhin erwähnt wurde, nicht nur das Epithel der Lamina visceralis pericardii, sondern auch das der Lamina parietalis pericardii hervorgeht — umschlossen ist. Dieses Aortenstück ist jener Theil des zukünftigen Gefässes, der, wie man sich ausdrückt, in den Herzbeutel mit eingestülpt ist, und auf den sich das Epithel der Lamina visceralis fortsetzt.

Gehen wir in der Schnittreihe noch weiter vor, so finden wir jene Stelle, wo die beiden unteren Lippen der Duplicatur, Fig. 3, $A\,A_1$, einander nicht erreichen, einen Punkt, wo der Herzverschluss nicht zu Stande kam, und zwar zu einer Zeit, wo sich der Herzschlauch überall vollkommen abgeschlossen darstellt; dieser Querschnitt kennzeichnet die Einmündung der Aorta in das Herz.

In die Aorta wanderten, bevor deren Abschluss zu Stande kam, Urwirbelmassen ein, das Herz enthält jenes gewisse Netzwerk, das ebenfalls aus Urwirbelzellen besteht; die centralen Theile dieser Urwirbelzellen können zur Bildung der Blutkörperchen, Fig. 2 K und Fig. 3 K, verwendet werden, die peripheren hingegen werden unzweifelhaft zum Endothel des Herzens und der Aorta.

Das Endothel des Herzens, sowie das des Bulbus aortae, haben also denselben Ursprung, und dort, wo die Herzhöhle mit

dem Bulbus Aortae communicirt, stehen die Endothelien beider in directem Zusammenhange.

Die nächsten Veränderungen, die ich am Herzen beobachtete, waren der vollständige Abschluss der Pericardialhöhle, sowie der des Endothelhäutchens. Ich habe bereits erwähnt, dass sich zwischen dem Endothelrohre und jener Splanchnopleuralamelle, die dem Herzinhalt am nächsten liegt, eine Schichte befindet, die aus den Urwirbelelementen stammt; weiter aussen hin aber findet man eine Lamelle, die ebenfalls der Splanchnopleura angehört und in Stadien vor der Herzabschnürung ein Continuum mit der erstgenannten darstellt. Letztere der genannten Lamellen rechterseits vereint sich nun mit jener linkerseits und die zweitgenannte, die der ersteren jedoch unmittelbar und dicht anliegt und zwischen welchen noch kein Raum bemerkbar ist, mit der der Gegenseite.

Und nun findet ein Process statt, der zur Bildung der Pericardialhöhle führt und auf nichts Anderem als auf dem Auseinanderweichen der anfangs dicht aneinander liegenden Splanchnopleurafalten (Fig. 1, $z\,z_1$) zurückzuführen ist.

Dieser Abhebungsprocess findet aber nicht dann statt, wenn die Abschnürung des Herzens von jener Lamelle, welche die innere Epithelialbekleidung des Herzbeutels bildet, schon beendet ist, sondern es entsteht die Klaffung vor Beendigung ersteren Processes.

Jetzt finden wir vom Centrum des Herzens aus gezählt zuerst das vollkommen in sich geschlossene Endothelrohr, dann ein Urwirbelstratum (ebenfalls vollkommen geschlossen), dann ein ebenso beschaffenes Splanchnopleurastratum, dann den Pericardialraum und endlich ein geschlossenes Splanchnopleurastratum, das einerseits die Pericardialhöhle gegen das Herz begrenzt und ihr einen Zellbelag (den visceralen) gibt, andererseits die gegen das Herz gewendete Fläche der Scheidewand zwischen Pleuroperitonealraum und Pericardialhöhle bekleidet. Diese Aufzählung der Bestandtheile gilt präcise für den Mittelpunkt des Herzens; rücken wir hingegen in der Schnittreihe weiter gegen den Kopf hin, so müssen wir, entsprechend der Einpflanzung der Aorta, am Querschnitte eine Lücke im Endothelrohr bekommen.

Fertigt man sagittal geführte Längsschnitte an, so bemerkt man Bilder, die jenen des Querschnittes gleichen; dies deutet darauf hin, dass jene im Anfange besprochene Faltung rings um die Herzrinne stattfindet, demnach alle besprochenen Vorgänge um das Herz

stattfinden. Vor und nach dem ganzen Herzbildungsprocess ist die splanchnische Pleura wieder direct in sich selbst geschlossen; das Herz liegt dann zwischen somatischer und splanchnischer Pleura in jenem Coelomabschnitt, der durch Scheidewände zur Pericardialhöhle herausgebildet wurde. Beiderseits aber sieht man die Pleuroperitonealräume.

Die Zelllagen, die ich vorher aufzählte und deren Abstammung ich erwähnte, werden folgendermassen zum Aufbau des künftigen Organes verbraucht.

Die Füllmasse des Herzens wird wahrscheinlich zur ersten Blutbildung verwendet. Die darauf folgende Zellmasse, also räumlich betrachtet der darauf folgende Schlauch, wird zur inneren Auskleidung des Herzens. Jene Urwirbelmasse, die sich zwischen dem Endothel und der Splanchnopleuraschichte befindet, wird zur Muskelmasse des Herzens. Die Splanchnopleuralamelle, welche zumeist nach innen gelegen ist, wird zum Epithel der Lamina visceralis des Herzbeutels; der parietale Endothelbelag des Herzbeutels ist ebenfalls splanchnopleurischen Ursprunges und stand, wie erwähnt, mit dem visceralen in Zusammenhang.

Beim Hühnchen finden wir nun eine Entwicklung des Herzens, die der von Bufo, Rana ausserordentlich ähnlich ist, obwohl es beim ersten Anblick scheint, als seien hier zwei ganz verschiedene Typen der Herzbildung ausgesprochen. Wir sehen beiderseits von der Medulla die Urwirbelplatten auseinanderweichend, eine somatische und splanchnische Pleura bilden. Die Splanchnopleura bildet dann eine derartige Falte, dass deren Concavität dotterwärts sieht. Nach dieser Faltung treten somatische und splanchnische Pleura wieder zum einheitlichen ungetheilten Mesoblast zusammen. Ich beobachte nun bei genauer Vergleichung der einzelnen, an der Herzfalte betheiligten Splanchnopleurapartien eine ungleichmässige Dicke, eine Zunahme, die durch mehrere Zellreihen und Aufeinanderlage derselben entstand. Ich fand, dass dort, wo die Splanchnopleura von der Urwirbelplatte abgeht, nur eine Zellreihe zu beobachten ist, weiter entfernt davon sich die Dicke auf drei Zellreihen steigert, dann aber wieder fällt und, wie früher, nur eine Zellschichte mächtig ist. Diese Verdickung, wenn ich sie auch nie so deutlich in Zellstraten aufgelöst sah, wie dies bei Bufo der Fall war, scheint auch hier bei der Anlage des Vogel- und Säugethierherzens der Ausdruck nämlicher Faltenbildung zu sein.

In die Concavität der symmetrischen Herzhälfte fällt das Endothelrohr hinein und dieses entsteht, wie oben beschrieben, auf dieselbe Art, wie bei Bufo. Im Stadium der hier erwähnten Herzanlage (Vogel und Säugethier), also in jenem Stadium, wo das Herz aus zwei Hälften besteht, zeigt es noch gar keine Füllung — kein Blutsubstrat.

Eine weitere Aehnlichkeit mit der Herzentwicklung bei Bufo und Rana zeigt sich darin, dass der Endothelzug, der Anfang jener langgestreckten Zellkette, stets dorthin weist, wo die Urwirbelmasse schütter ist, ganz dasselbe war ja bei Bufo der Fall; nur liegt hier die schüttere Lage peripheriewärts, beim Huhn hingegen centralwärts.

Es könnte dies für die Ansicht Oellacher's sprechen, dass die peripheren Elemente der Urwirbel einen mehr epithelialen Charakter besitzen.

Wenn ich nun annehmen kann, dass thatsächlich die dickere Schichte der Herzanlage, respective der splanchnischen Pleura, einer Faltung äquivalent ist, so gestalten sich die einzelnen Herzbestandtheile bei Vogel und Säugethier folgendermassen:

Die innerste splanchnische Zellschichte repräsentirt, da sie vom Centrum des Herzens gerechnet auf das Endothelrohr stösst, das viscerale, in die Pericardialhöhle blickende Epithel des Herzens, und verschmilzt, wie bekannt, mit dem entsprechenden Theile der anderen Seite zu einer continuirlichen Schichte.

Darauf folgt (nach aussen zu gerechnet) unmittelbar aufliegend eine zweite Zellschichte und auf diese eine dritte; zwischen der zweiten und dritten liegt aber anfangs (derselbe Fall wie bei Bufo) keine Fortsetzung der Urwirbelmasse.

Es gehen also hier wie dort splanchnische und somatische Pleura ineinander über; hier thatsächlich als zwei getrennte Blätter, dort potentiell. Dort sind die beiden Herzdivertikel wegen der Flächenausbreitung des Keimes, wegen des grossen Radius und der daraus resultirenden geringen Krümmung weit von einander entfernt, bei Bufo, Rana etc., wo ein kleiner Radius und starke Krümmung vorherrscht, sind die beiden Herzanlagen einander bedeutend genähert und liegen statt neben dem Centralnervensystem unter demselben.

Der wesentliche Vorgang der Bildung von Pericardialhöhle, von Endothel, ist ganz derselbe, und es stehen beide Typen nicht von einander getrennt da, sondern wir haben zwei Vorgänge, die die-

selben Bilder liefern würden, wenn nicht Modalitäten, bedingt durch gleichzeitige Entwicklung anderer Organe (Schlund etc.), ihr Zustandekommen stören würden.

Das Resultat ist also folgendes:

1. Das Herzendothel, sowie das der Aorta ist ein Product der Urwirbel.

2. Das viscerale Endothel des Pericard entstammt der Splanchnopleura.

3. Das parietale Endothel des Pericard hat denselben Ursprung wie das viscerale, es stand mit ihm ursprünglich im Zusammenhang.

4. Das Herz der Amphibien entwickelt sich so wie das der Vögel und Säugethiere.

5. Der allgemeine Satz, dass die splanchnische Pleura nur Epithelien liefert (Schenk), zieht durch alle Vorgänge der Herzbildung; auch hier stammt Muskel- und Bindegewebe aus den Urwirbelelementen.

Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1 ist ein Querschnitt eines Embryos von Bufo cinereus in der Höhe des zukünftigen Herzens. *Hy* ist das Darmdrüsenblatt, $b\,b_1$ die splanchnische Pleura, *S.M* die Somatopleura, *Ep* ist der Epiblast, $U\,U_1$ sind Urwirbelzellen. $a\,a_1$ die verdickten Partien der Splanchnopleura, ihre Zellstraten sind mit $z\,z_1$ und $u\,u_1$ bezeichnet. *x* und *y* sind durch punktirte Linien angedeutete Spalten. *o* ist jener Theil, wo die Splanchnopleura wieder einschichtig ist. *n* und *p* (rechts) kennzeichnen das Ende jeder Spalte.

Fig. 2 ist ein weiter fortgeschrittenes Stadium. Die somatische Pleura, sowie der Epiblast sind weggelassen. *Hy* ist das Darmdrüsenblatt. *spl. M* ist die Splanchnopleura. *M* und R_1 sind Urwirbelzellen mit verschiedenen Charakteren. *R* sind netzförmig mit einander verbundene Urwirbelelemente. *K* sind Blutkörperchen, α ebenfalls Urwirbelzellen. *f g i* die drei Schichten der Splanchnopleura; *m* bis *n* jener Theil derselben, der an der Herzaussackung Antheil nimmt.

Fig. 3 ein Querschnitt, der Aorta und Herz trifft. *Q* der Herzraum, *spl. P* ist die Splanchnopleura. *K* sind Blutkörperchen im Raum der Aorta. A und A_1 die beiden Falten, die die Aorta bilden. *X* sind Urwirbelzellen, wie in Fig. 2. *a a* die Grenze zwischen Herz und Aorta, wo später vollkommene Scheidung eintritt.

IV.

Die Niere im frühen Stadium des Embryonallebens.

Von

Dr. A. Kallay in Karlsbad.

(Mit einer Tafel.)

Die Anlage des Urogenital-Apparates aus dem Mesodarm ist in den letzten Jahren durch die Forschung in der Embryologie erkannt worden. Sowohl die Epithelialgebilde als auch die Elemente, von welchen sie umgeben werden, haben aus dem mittleren Keimblatte ihr Substrat zum Aufbaue bezogen. Die Epithelien sind aus der Uebergangsstelle der Remak'schen Darmfaserplatte in die Hautmuskelplatte hervorgegangen, da diese beiden Platten nicht in dem Sinne Remak's ihre Verwendung beim Aufbaue des Thierleibes haben, sondern nur zu Epithelialformationen in der Peritonealhöhle dienen (Schenk). Auch für das harnbereitende Organ, die bleibende Niere, ist dies der Fall. Ihre erste Entstehungsweise wurde in den letzten Jahren genauer studirt und hatten die älteren Fachmänner hierüber nicht die richtige Vorstellung. Bischoff[1]) lässt die Niere unabhängig vom Wolff'schen Körper entstehen, jedoch soll sie später als dieser auftreten. Arnold[2]) dagegen meint, dass sie aus der hinteren Fläche des Wolff'schen Körpers hervorgeht. Es scheint indessen aus allen Mittheilungen der Autoren der ersten Hälfte unseres Jahrhunderts hervorzugehen, dass sie, um nach der Zweiblättertheorie zu sprechen, keinen Antheil aus dem serösen Blatte besitzt. Die Angaben von Valentin beziehen sich wohl auf vorgeschrittene Stadien, da er sie bereits als kleine ovale, auf ihrer

[1]) Th. L. W. Bischoff, Entwicklungsgeschichte der Säugethiere und des Menschen. Leipzig 1842.

[2]) Salzb. med. Zeitg., 1831, IV.

Oberfläche glatte Körperchen beschreibt, womit auch Bischoff übereinstimmt.

Remak[1]) stellte sich die erste Entwicklungsweise der Niere des Hühnchens folgendermassen vor. Aus der hinteren Wand der Cloake wachsen die Nieren als paarige Ausstülpungen aus. Das Endstück ihrer Verlängerung wird zur Niere, während das Verbindungsstück mit der Cloake zum Ureter umgeformt wird. Es ist demnach für die Niere, sofern es sich um die Abstammung ihrer secernirenden Elemente handelt, von Remak ausgesprochen, dass sie denselben Elementen der Keimanlage angehören, denen die Darmdrüsen ihre Enchymzellen entnehmen. Eine bedeutende Erweiterung unserer Kenntnisse über die erste Entstehungsweise der bleibenden Niere erlangten wir durch die Arbeiten von Kupffer, Lieberkühn, Götte, Köllicker, welche alle darin übereinstimmen, dass die Niere in ihrer ganzen Ausdehnung ein Product des Mesodarms ist. Sowohl ihre Epithelialgebilde, als auch die sie umgebenden Elemente, stammen aus dem mittleren Keimblatte. Die Niere ist eine Ausstülpung aus dem Wolff'schen Gange, und zwar findet sich die Anlage derselben hart oberhalb der Einmündungsstelle des Urnierenganges in die Cloake. Die Niere stellt in diesem Stadium eine blindsackförmige Erweiterung des Wolff'schen Ganges dar, welcher sich nach und nach von der Niere lostrennt, und nachdem ein Theil derselben an der Einmündungsstelle in die Cloakenwandung einbezogen wird, gelangt der Nierengang isolirt in die Cloake und mündet oberhalb des Wolff'schen Ganges in die gemeinschaftliche Erweiterung zur Ausmündung der Urogenitalgänge, jenem Abschnitte der Cloake, welcher als Regio urogenitalis bezeichnet wird (Schenk) und mit einem niedrigeren Epithel ausgekleidet ist, als der übrige Theil der Cloake, der den Namen Regio intestinalis führt.

Diese früheste Anlage der Niere, noch bevor sie von dem Wolff'schen Gange getrennt ist, stellt einen erweiterten Hohlraum dar, der von cylindrischen Epithelien ausgekleidet ist. Sein Verbindungsstück mit dem Wolff'schen Gange, wenn es auch noch so kurz ist, stellt den Ureter dar, während die Auftreibung die bleibende Niere ist, jedoch nicht etwa das Nierenbecken vorstellt, an dem die späteren Sprossen auswachsen und zu den Harncanälchen werden, sondern sie birgt bereits in sich allsogleich in der frühesten

[1]) Remak, Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbelthiere. Berlin 1855.

Anlage, in ihrer Circumferenz, die Abtheilungen für die Gebiete der Harncanälchen, welche nicht als Sprossen weiter nach der Peripherie auswachsen, sondern durch das andringende Wachsen der die Epithelanlage umgebenden Elemente ihre Verzweigungen erhalten. Es ist hierbei dasselbe der Fall, wie das von Waldeyer bei der Bildung der Follikel erkannt wurde und wie die Vermehrung der Pankreasgänge (Schenk) und die Vergrösserung der respiratorischen Oberfläche der Lunge (Boll) es erkennen lässt. Er bietet von der einmal angelegten Niere die Oberfläche der Epithelien an der Berührungsfläche, wo die Gefässe an dieselbe hinanziehen, die Stellen, an denen sich die Malpighi'schen Körperchen ausbilden, welche erst als Hohlsprossen nach Toldt soweit vorgerückt sind, dass sie zu Malpighi'schen Kapseln transformirt werden.

Die einmal gegebene Oberfläche des Nierenauswuchses vom Wolff'schen Gange ist bereits die epitheliale Anlage für die Malpighischen Kapseln, welche bei der Vergrösserung ihrer Oberfläche durch das Entgegenwachsen der umgebenden Gebilde vermehrt werden. — Nur ein sehr kleiner Abschnitt, der schon beim Embryo dem Gebiete des Ureters angehört, wird zur Bildung der Harncanälchen nicht verwendet. An diesem Theile ziehen die als Epithel umgebenden Gebilde des mittleren Keimblattes nun rings herum um den epithelialen Hohlraum, und greifen nicht in der Weise ein, dass sie dichotomische Verzweigungen durch das Entgegenwachsen ihrer Elemente bedingen würden. Aus diesem Abschnitte bildet sich das Nierenbecken. Das Epithel, von welchem es ausgekleidet wird, ist während des Embryonallebens in der ganzen Ausdehnung des Nierenbeckens ein cylindrisches.

Durch die Untersuchung früher Stadien der Entwicklung an Schweins-Embryonen über die Nierenanlage kam ich zu einigen Resultaten, welche unsere bisherigen Kenntnisse erweitern und mir über die Form der Nieren und über das erste Verhalten der Niere zum Ureter, und über das Substrat, aus dem die Niere zum Aufbau ihr Material bezieht, manchen Aufschluss gibt.

Die Embryonen vom Schweine, welche ich zu meinen Untersuchungen verwendet habe, wurden in Chromsäure oder Müller'scher Flüssigkeit gehärtet. Nach der Färbung mit Carmin wurden sie mittelst des Mikrotoms in Querschnitte zerlegt, die in ihrer ordnungsmässigen Reihe vom Kopf bis zum Schwanzende untersucht wurden. Von jener Höhe angefangen, wo die erste Anlage der

Niere bei einem 1·1 Ctm. langen Schweinsembryo zu sehen ist, bis zum Querschnitte, wo die Niere des Embryo nicht mehr sichtbar ist, wurde die Reihenfolge der Schnitte abgebildet. Der erste Querschnitt ward vollständig abgebildet und von den gegen das Schwanzende folgenden wurde nur der Abschnitt abgebildet, welcher sich auf die Niere bezieht.

In Fig. 1 sind auf dem Querschnitte folgende beachtenswerthe Theile des Embryonalleibes getroffen: Dorsalwärts ist das Centralnervensystem (*c*) mit seiner grauen und weissen Substanz getroffen. In der Mitte desselben ist der Canalis centralis medullae spinalis mit seiner dorsalen Erweiterung zu sehen. Um das Nervensystem zu beiden Seiten und gegen den Rücken des Embryo's sind die Elemente der Urwirbelmasse (*U*), welche das Nervensystem umhüllen. Von diesen hat sich ventralwärts ein Abschnitt bereits knorpelig metamorphosirt, der als Körper des bleibenden Wirbels umgestaltet wird und die Reste der Chorda dorsalis einschliesst. Seitlich von diesem sind die hellen Züge markloser Nervenfasern, der späteren markhaltigen Intervertebralfasern. Nach der Bauchfläche zu vom Wirbelkörper ist in der Mitte der Querschnitt der Aorta (*Ao*) mit Gefässausläufern zu den beiderseits liegenden Wolff'schen Körpern (*W*) zu sehen, welche mit Schläuchen versehen und Malpighi'sche Körperchen besitzen. In der Mitte zwischen den Wolff'schen Körpern ist der Querschnitt des Darmcanals (*D*), der am Mesenterium hängt, zu sehen. Der ganze Querschnitt führt nach aussen die Elemente der Leibesplatte als Umgrenzung des Embryos, in dessen ventralen Abschnitt der Urachus (*Ur*) durchschnitten ist. An dem inneren ventralen Winkel des Wolff'schen Körpers ist der Müller'sche Gang (*M*) quer getroffen und beiderseits zu sehen.

In der Bucht zwischen dem Querschnitte der Aorta (*Ao*) und dem nach aussen befindlichen Wolff'schen Körper ist beiderseits ein Lumen von Cylinder-Epithelien ausgekleidet zu beobachten und von den Elementen der Urwirbelmasse umgeben. Die Epithelformen dieser Anlage stellen die Epithelien der embryonalen Niere (*N*) vor, während die diese umgebenden Elemente die übrigen Gebilde der Niere darstellen. Oberhalb der Nierenanlage sind jederseits ein wenig nach aussen liegend zwei Durchschnitte von Gefässen (*v*), welche von der Aorta stammen, sich verzweigen und das harnbereitende Organ in späteren Stadien mit Blut versorgen.

Betrachten wir nun in erster Linie die Form der Niere in

diesem frühen Stadium der Entwicklung, welche sie in verschiedener Höhe zeigt, so ergibt es sich, dass ihr Lumen auf dem Durchschnitte in verschiedener Höhe verschiedenartig gestaltet ist. Im Ganzen lässt es sich aber mit Bestimmtheit aussagen, dass sie einen länglichen zusammenhängenden Tubus darstellt, der gegen das Kopfende weiter als der Wolff'sche Gang reicht. Ungefähr in der Mitte des Tubus ist der Zusammenhang desselben mit dem Wolff'schen Gange zu constatiren, wie dies an den abgebildeten Querschnitten zu sehen ist. Zugleich ist auch die Form des Lumens vom Nierentubus in verschiedener Höhe sehr verschieden. Fig. 2—7 zeigen dies recht deutlich. Es ist in diesen Abbildungen nur der nächste auf die Niere bezügliche Abschnitt aus dem Präparate abgebildet, wo *N* die Niere, *Ao* die Aorta und *W* den Wolff'schen Gang bedeuten. In Fig. 2—5 ist auf dem Querschnitte nur die Nierenanlage ohne Wolff'schen Gang getroffen worden. Man beobachtet hier nur die Nierenanlagen (*N*) und nichts vom Urnierengange. Es ist dies jener Abschnitt der frühesten Nierenformation, welche in Röhrenform über die Einmündungsstelle des Wolff'schen Ganges in der Richtung gegen das Kopfende reicht.

Die Einmündungsstelle des Wolff'schen Ganges (*W*) in die Nierenanlage ist in Fig. 6 und 7 zu sehen. Vergleicht man alle die Lumina der Nierenquerschnitte mit einander, so ergibt es sich, dass der Nierentubus gegen das Kopfende mehr weniger spitz ausläuft, dass er aber weiter unten sich erweitert und in der Richtung von vorne nach hinten, beziehungsweise von oben nach unten, ein wenig länglich geformt ist, also mehr weniger von der Seite her platt gedrückt erscheint. Zugleich fällt es mit Rücksicht auf die Grenzconturen der Querschnitte auf, dass das Lumen vom Nierendurchschnitte nicht glatt conturirt ist, sondern Unebenheiten in der Circumferenz besitzt, die darauf hindeuten, dass bereits in der ersten Anlage die Unebenheiten der Oberfläche der embryonalen Niere vorhanden sind, obgleich sich dieselben nur auf die Epithellage der Niere beziehen, denen sich dann in späteren Entwicklungsstadien die umgebenden Gebilde anpassen.

Diese Unebenheiten der Oberfläche in diesem frühen Stadium sind an dem Abschnitt des Nierentubus, welcher unterhalb der Einmündungsstelle des Wolff'schen Ganges sich befindet, noch stärker ausgeprägt als in dem oberhalb gegen das Kopfende des Embryos gerichtetem Theile derselben. In Fig. 8—13, welche die Reihenfolge der Schnitte darstellen, die unterhalb des Zusammenhanges der

Niere mit dem Wolff'schen Gange sich befinden, ist dies deutlich zu sehen.

Ja, an einigen Stellen, wie in Fig. 11—14 deutlich zu sehen ist, sind die Unebenheiten derart ausgesprochen, dass sie an eine von oben nach unten gegen die Bauchfläche beginnende dichotomische Einkerbung des Rohres erinnern. Neben der Niere (*N*) zieht dann in allen diesen Theilen des Querschnittes der Ausführungsgang des Wolff'schen Körpers (*W*), der ein auffällig dünnes Lumen besitzt, bis die Niere aufhört und er nur allein noch auf dem Durchschnitte zu sehen ist, um endlich in die Cloake zu münden.

Aus dem Angeführten geht nun hervor, dass die Niere, welche aus dem Ausführungsgange des Wolff'schen Körpers gebildet wird, im Allgemeinen eine Röhrenform besitzt, welche mit ihrem Längsdurchmesser parallel mit der Längsaxe des Körpers läuft und an beiden Enden verdünnt endet. Sie besitzt auf ihrer epithelialen Oberfläche bereits Unebenheiten, welchen sich die umgebenden Gebilde der Urwirbelmasse anpassen und dieselben ausgleichen. Das Rohr hängt an der ventralen Fläche ungefähr am Ende des oberen Drittheiles mit dem Urnierengange zusammen.

Der Ureter dieser Niere ist äusserst kurz und vom Wolff'schen Gange nicht getrennt. Er geht direct in das Nierenbecken über und beide zusammen gehen ohne bestimmbare Grenze in einander über.

Betrachten wir ferner die Niere mit Rücksicht auf das Substrat, welches ihr zum Aufbaue gedient hat, so ergibt es sich bald, dass sie ausserhalb des Cavum peritonei gelegen ist und aus denselben Lagen von Elementen in der Keimanlage sich herausbildet, aus welchen das Peritoneum parietale hervorgegangen ist.

Die einmal gegebenen Elemente der Hautmuskelplatte und Darmfaserplatte, welche im Bereiche der Peritonäalhöhle zu Epithelformationen werden (Schenk), geben an ihrer Uebergangsstelle der Hautmuskelplatte in das Bereich des Keimepithels (Waldeyer) die epithelialen Gebilde für die Wolff'schen Gänge. Aus diesen sprossen die epithelialen Gebilde für das ganze Bereich der harnsecernirenden Fläche. Somit ist die bleibende Niere nach ihrer Entwicklungsweise ein Gebilde aus den Elementen der Hautmuskelplatte oder jenen zelligen Elementen, welche auch das Epithel des Peritonaeum parietale bilden.

An das Epithel des Peritonäums grenzen die Gebilde der Urwirbelmasse, welche zur bindegewebigen Formation des Bauchfelles umgestaltet werden. Die Fortsetzung derselben Elemente, die auch zugleich die Leibeswand des Thieres bilden, betheiligen sich auch an der Bildung des intraparenchymatösen Bindegewebes der Niere und der das Epithel vom Ureter und Nierenbecken umgebenden Gewebselemente. Es ist somit ein Theil des Peritonäum parietale zur Bildung der bleibenden Niere einbezogen worden. Nur in der Beziehung der Gefässvertheilung und deren Abstammung aus der Aorta sind markante Unterschiede hervorzuheben, indem die Niere ihr eigenes Gefässsystem erhält. Anfangs, so lange die Niere noch die Form, welche im vorliegenden Stadium beschrieben wurde, besitzt, zieht parallel mit ihr das aus der Aorta stammende Gefäss (*v*), welches dorsal vom Nierentubus liegt. Wenn einmal die Niere ihre späteren Veränderungen durchmacht, so gehen gleichzeitig die bezüglichen Anordnungen ihrer Gefässverzweigungen vor sich.

Druck von Gottlieb Gistel & Comp., Wien I., Augustinerstrasse 12.

Fig. 1.

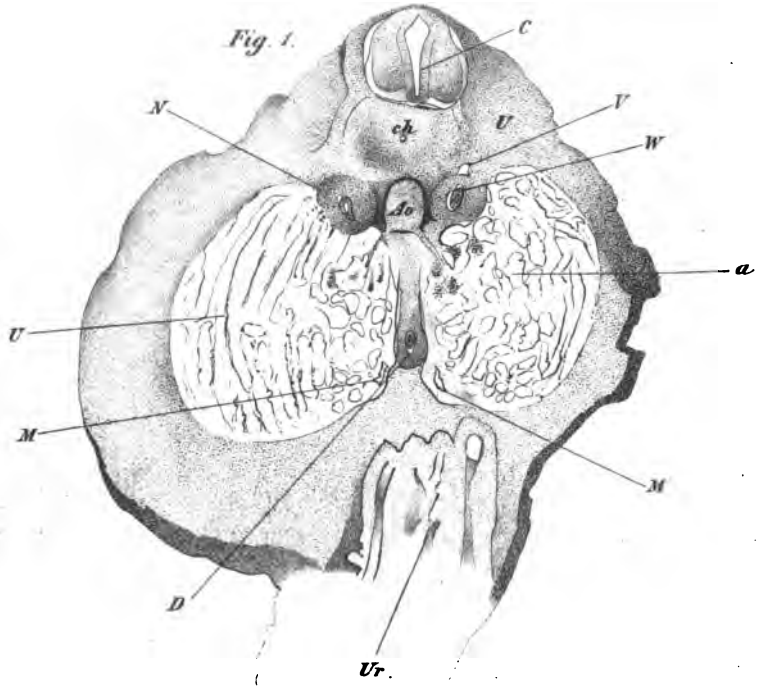


Fig. 2.

Fig. 3.

Fig. 4.

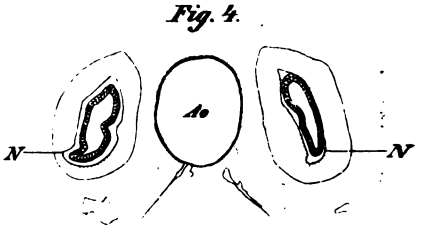


Fig. 5.

Fig. 6.

Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien

Fig. 7.

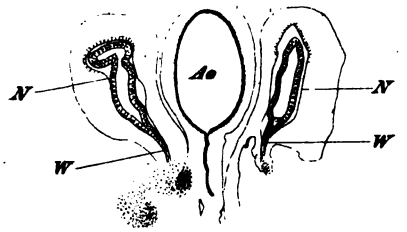


Fig. 8.

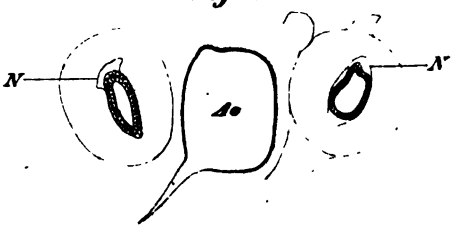


Fig. 9.

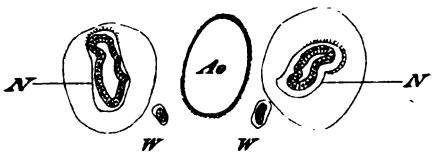


Fig. 10.

Fig. 11.

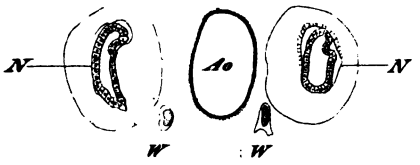


Fig. 11a

Fig. 12.

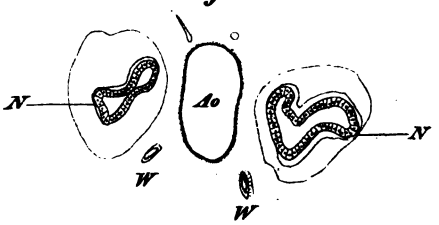


Fig. 13.

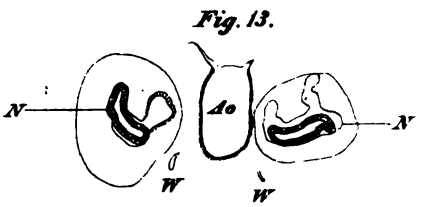


Fig. 14.

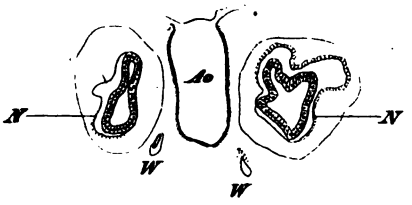
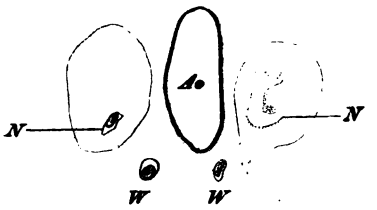


Fig. 15.



Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien

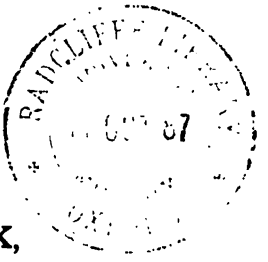
MITTHEILUNGEN

AUS DEM

EMBRYOLOGISCHEN INSTITUTE

DER

K. K. UNIVERSITÄT WIEN.



VON

DR. S. L. SCHENK,

K. K. UNIVERSITÄTS-PROFESSOR IN WIEN.

HEFT 1887.

(DER GANZEN REIHE 9. HEFT, DER ZWEITEN FOLGE 2. HEFT.)

MIT 7 TAFELN.

WIEN, 1887.

ALFRED HÖLDER,

K. K. HOF- UND UNIVERSITÄTS-BUCHHÄNDLER,

ROTHENTHURMSTRASSE 15.

Inhalt.

Seite

I. Ueber den Einfluss des Lichtes und der Wärme auf die Retina des Frosches. Von Dr. **Giuseppe Gradenigo** jun. . . . 1

II. Beitrag zur Lehre über die Entwicklungsgeschichte der Patella. Von Dr. **Julius Kaczander.** (Aus dem Laboratorium des Prof. Schenk in Wien) 12

III. Ueber die Beziehungen des Medullarrohres zu den Primitivstreifen. Von Dr. **Julius Kaczander.** (Aus dem Laboratorium des Prof. Schenk in Wien) 26

IV. Ueber die Bedeutung der Riech- und Epithelialzellen der Regio olfactoria. Von Dr. **Em. Kaufmann** in Prag. (Aus dem Laboratorium des Prof. Schenk in Wien) 33

V. Ueber ringförmige Leisten in der Cutis des äusseren Gehörganges. Von Dr. **Em. Kaufmann** in Prag. (Aus dem Laboratorium des Prof. Schenk in Wien) 51

VI. Hämoglobinbestimmungen am Mutterthiere mittelst des v. Fleischl'schen Hämometers während der Brutzeit. Von Dr. **Heinrich Morgenstern,** prakt. Arzt in Währing. (Aus dem k. k. Institute für Embryologie in Wien) 61

VII. Zur Lehre über die Reife der Eier. Von Dr. **Antonio Carini** aus Palermo. (Aus dem Laboratorium des Prof. Schenk in Wien) 69

VIII. Beitrag zur Lehre über die Veränderungen der Nervenendigungen während des Entzündungsprocesses. Von Dr. **Michael Grossmann** in Wien. (Aus dem Laboratorium des Prof. Schenk in Wien) 77

IX. Die embryonale Anlage des Mittelohres: die morphologische Bedeutung der Gehörknöchelchen. Von Dr. **G. Gradenigo** aus Padua. (Aus dem Laboratorium des Prof. Schenk in Wien) 85

I.

Ueber den Einfluss des Lichtes und der Wärme auf die Retina des Frosches.

Von

Dr. Giuseppe Gradenigo jun.

(Aus der „Allg. Wr. med. Zeitung", 1885, Nr. 20 u. 30.)

Seit beiläufig acht Jahren haben sich unsere Lehren über die Physiologie der Netzhaut ganz anders gestaltet. Eine Reihe von glänzenden Entdeckungen, an welche sich die Namen Boll, Angelucci, Kühne und Engelmann knüpfen, haben der Wissenschaft eine ganz neue Richtung, und den Forschungen über die Physiologie des Sehactes einen Impuls gegeben, von welchen sich heute jedoch die Erfolge noch nicht vorhersehen lassen.

Zuerst lehrte Boll[1]), dass bei Fröschen die Netzhaut eine besondere rothe Farbe besitzt, welche unter der Einwirkung des Lichtes verschwindet. Es wurde später constatirt, besonders in Folge der Arbeiten von Kühne[2]), dass dieser sogenannte „Sehpurpur", von wenigen Ausnahmen abgesehen, in allen stäbchenführenden Netzhäuten der Vertebraten vorkommt.

Schenk und Zuckerkandl[3]) wiesen die Sehfärbung in

[1]) Boll, „Berl. Monatsb." 12. Nov. Accademia dei Lincei. — 3 Dic. 1876.

[2]) Kühne, In Hermann's Handb. d. Physiol. III. Bd., I. Abth.

[3]) „Allg. Wien. med. Ztg." 1877, pag. 221.

der menschlichen Retina nach, Fuchs und Velponer[1]) an neun- und siebenmonatlichen menschlichen Föten, deren Augen niemals Licht empfangen.

Später beobachtete Boll, dass auch die Pigmentkörnchen der Epithelzellen, je nach der Intensität und Qualität des Lichtes, zwischen die Stäbchen und Zapfen mehr oder weniger eindringen. Angelucci[2]) bestätigte und verbreitete diese Lehre dahin, dass er eine Bewegung der Stäbchen-Aussenglieder constatirte, indem sich diese Elemente unter dem Einfluss des weissen Lichtes ihrer Längsrichtung nach quetschen und sich in ihrem Querdurchmesser erheblich verbreiten.

In neuester Zeit hat van Genderen Stort unter der Leitung von Th. W. Engelmann[3]) nachgewiesen, dass die Zapfen-Innenglieder sich unter der Einwirkung des Lichtes verkürzen, und im Dunkeln verlängern; er hat ferner eine directe Abhängigkeit dieser Bewegungen vom Nervensystem beobachtet.

Soweit reichen die Erfolge der Versuche und Beobachtungen auf dem Gebiete des Einflusses des Lichtes über die empfindungsfähigen Elemente der Netzhaut. Es ist dabei besonders hervorzuheben, dass die Resultate dieser Beobachtungen, obwohl von den beiden letztgenannten Forschern über zwei verschiedene Elemente gepflogen, dennoch in der Modalität der Bewegungen der Stäbchen, respective der Zapfen, bezüglich der verschiedenen Arten von brechbaren Strahlen im Allgemeinen übereinstimmen.

Es war in letzterer Zeit mein Bestreben, die Aufmerksamkeit auf die so wichtigen Befunde, wie sie von Angelucci und Engelmann mitgetheilt wurden, zu richten, und ich sah mich veranlasst, die Untersuchungen über diesen Gegenstand zu wiederholen. Die Erfolge meiner Versuche bestätigten in erfreulicher Weise vollinhaltlich die Hauptsätze, welche von Angelucci und Engelmann aufgestellt worden sind; jedoch war ich in der Lage, manche neue Beobachtungen zu machen, welche, wie

---

[1]) „Wiener Med. Wochenschr." 1877.

[2]) Angelucci, Ricerche istologiche sull' epitelio retinico dei Vertebr. R. Accad. Lincei. 1878. — Una nuova Teoria sulle Visione. Roma 1884.

[3]) Th. W. Engelmann, E. Pflüger's Arch. f. Physiologie. Bd. XXXV, 1885, pag. 498.

es mir scheint, von solchem Interesse sind, dass eine Mittheilung derselben nicht überflüssig sein dürfte.

Zuerst habe ich mit positiver Bestimmtheit ersehen, dass an der Froschretina unter der Einwirkung des Lichtes die Stäbchen-Innenglieder kürzer und dicker werden, in ähnlicher, wenn auch nicht so ausgedehnter und rascher Weise, wie Engelmann bei den Zapfen-Innengliedern die Beobachtung gemacht hat. Die sogenannten „äusseren Körner", welche, wie bekannt, mit den Stäbchen- und Zapfen-Innengliedern im Zusammenhange stehen, ändern ihre Gestalt, indem sie eine mehr ovale Form mit dem grössten Durchmesser in radiärer Richtung annehmen. Was mir ferner von Bedeutung erscheint, ist die erwiesene Thatsache, dass die Wärme in ganz ähnlicher Weise wie das Licht, alle diese Bewegungen hervorzurufen im Stande ist.

Wenn man in einer Froschnetzhaut, deren Elemente mit $3^1/_2$% Salpetersäure fixirt und mit Hämatoxilin gefärbt worden sind, die Stäbchen-Innenglieder betrachtet, bemerkt man, dass diese durch den Farbstoff an dem engen Abschnitte dunkler gefärbt sind, während sie in dem breiteren, kelchartig erweiterten Stücke durch Hämatoxylin wohl gefärbt sind, aber stets lichter erscheinen. Die Aussenglieder der Stäbchen bleiben gewöhnlich ungefärbt.

In einer Dunkelnetzhaut (d. i. eine Netzhaut von einem durch mehrere Stunden im Dunkeln gehaltenen Frosche) bemerkt man, dass die Pigmentkörnchen nur die Kuppen der Aussenglieder der Stäbchen umgeben, die Stäbchen-Aussenglieder länger und schmäler sind als diejenigen einer dem Lichte ausgesetzten Netzhaut; die Zapfen sind mit verlängerten Innengliedern zwischen den Stäbchen emporgestiegen. Die kelchartigen Ausbreitungen des Stäbchen-Innengliedes befinden sich nicht alle in derselben Ebene, d. h. die Linie, welche die Verbindungsstelle der Aussen- und Innenglieder der Stäbchen bezeichnet, gestaltet sich in ihrem Verlaufe sehr unregelmässig, weil die Innenglieder, die einen mehr, die anderen weniger, hervorragen, gegen oben zu über eine wechselnde Strecke hinausreichend.

Eine Menge von Stäbchen-Innengliedern befindet sich ziemlich weit von der obbenannten Linie, ungefähr an der Hälfte der übrigen

Stäbchen-Aussenglieder; von solchen wollen wir vorläufig absehen, und werden später speciell darauf zurückkommen.

Wenn man nur diejenigen kelchartigen Enden der Stäbchen-Innenglieder, welche in der obbenannten Linie sich befinden, oder nicht so weit entfernt von derselben bleiben, in Betracht zieht, so nimmt man wahr, dass alle dieselben anatomischen Charaktere besitzen, obwohl sie nicht in derselben Höhe sind. Die soeben beschriebenen Enden der Innenglieder sind durch engere fadenartige Abschnitte mit den respectiven Aussenkörnern verbunden, welche meistens eine kugelige Form darstellen.

In einer belichteten Netzhaut verändert sich bedeutend das Aussehen dieser Elemente. Während in der Dunkelnetzhaut im Allgemeinen die Entfernung zwischen den Verbindungsstellen der Aussen- und Innenglieder der Stäbchen und dem Kerne eine grössere ist, der Verbindungsfaden ein längerer und schmälerer, und das Korn mehr abgerundet erscheint, ist bei der belichteten Netzhaut die Entfernung eine geringere, der Verbindungsfaden ein kürzerer und dickerer und das Korn nimmt eine sehr ovale Form an.

Betrachtet man die Schichten im Ganzen, so kann man in den meisten Fällen bestimmte Veränderungen wahrnehmen, welche uns die Summe von den einzelnen Modificationen darstellen. Die Schichte der Stäbchen-Innenglieder und die Schichte der Körner verändern wechselseitig ihren Höhendurchmesser so, dass die Innengliederschichte in der Dunkelnetzhaut ebenso breit werden kann, wie die Aussenkörnerschichte, während die in der belichteten Netzhaut nur die Hälfte oder zwei Drittel der Höhe der Körnerschichte erreicht.

Auch durch die ovale Form der Körner sieht deren Schichte bei schwacher Vergrösserung in der belichteten Netzhaut aus als ob die durch die Aneinanderreihung der Stäbchen gebotene Streifung in die Aussenkörnerschichte sich hinein fortsetzen würde.

Man findet bei dem Frosche sowohl in der Dunkelnetzhaut, wie auch gewöhnlich in der belichteten Netzhaut Stäbchen-Innenglieder, welche beträchtlich in der Höhe zwischen den Stäbchen-Aussengliedern liegen. Wie zahlreich diese Gebilde in der belichteten Netzhaut im Vergleiche zu jenen in der Dunkelnetzhaut

erscheinenden vorkommen, ist ungemein schwer zu erörtern, indem die Infiltration und die Anhäufung der Pigmentkörnchen zwischen den Stäbchen in den meisten Fällen so vollkommen die Stäbchen-Aussenglieder verdeckt, dass das Vorhandensein dieser Innenglieder in der Höhe nicht zu erkennen ist. Jedoch, wenn das Thier nur kurze Zeit in der Dunkelheit geblieben ist, findet man in der Netzhaut, neben theilweiser zurückgebliebener Pigment-Infiltration, dass, während die Zapfen über die Schichte der Stäbchen-Innenglieder mit ihrem ganzen Höhedurchmesser hervorragen, die Stäbchen-Innengliederschichte und die Körnerschichte den Platz der belichteten Netzhaut nicht verlassen haben. In einer solchen Netzhaut kann nachgewiesen werden, dass die Stäbchen mit langen Innengliedern äusserst selten vorkommen. In jedem Falle, wenn auch selten, kommen die isolirten Innenglieder dieser besonderen Art von Stäbchen schmal und lang auch in der belichteten Netzhaut vor, und scheinen, ich möchte sagen, theilnahmslos an den von ähnlichen Elementen durchgeführten Bewegungen zu bleiben.

Ueber ihre functionelle Bedeutung im Allgemeinen kann ich bis jetzt nichts mit Bestimmtheit feststellen.

Um die constatirten Thatsachen in einem gemeinschaftlichen Begriff zu vereinbaren und erklären, muss man annehmen, dass die Veränderungen, welche an den äussersten Schichten der Netzhaut durch den Einfluss des Lichtes hervorgerufen werden, nicht in allen diesen Gebilden in gleichem Maasse und nicht in gleicher Zeit vorkommen. Beim Einfluss des Lichtes entwickelt sich am raschesten die Pigment-Infiltration; dann folgt die Zusammenziehung der Zapfen und der Stäbchen-Aussenglieder; zuletzt ist objectiv nachweisbar die Zusammenziehung der Stäbchen-Innenglieder und die Veränderung der Form der „äusseren Körner". Es gibt bestimmt noch andere, bis jetzt noch nicht genugsam eruirte Factoren, welche bezüglich des Verhaltens dieser Elemente in Betracht zu ziehen sind. Daher kommt es oft vor, dass man in einer und derselben Netzhaut verschiedene Lagen der empfindungsfähigen Elemente finden kann, was schon Engelmann bezüglich der Pigmentkörner- und Zapfenstellungen hervorgehoben hat.

Die von mir erwiesene Thatsache der von Stäbchen-Innenglieder ausgeführten Bewegungen unter der Einwirkung des Lichtes

bildet einen nicht werthlosen Fortschritt in der Lehre der Physiologie der Netzhaut, so wie sie von Boll begründet wurde. Obwohl die Verlängerung und Verkürzung der Zapfen-Innenglieder, wie sie von Engelmann beschrieben wurde, am deutlichsten hervortritt, so sollen die Zapfen nur als einer der vielfältigen Factoren des Sehactes betrachtet werden.

Wenn man thatsächlich bemerkt, dass die Stäbchen in den Netzhäuten der best organisirten Thiere in überwiegender Zahl vorkommen, und wie sie sogar in bestimmten Netzhäuten die einzigen percipirenden Elemente darstellen, so darf die Wichtigkeit, welche ihnen im Sehacte zugeschrieben werden muss, nicht übersehen werden. Die Feststellung der functionellen Bewegungen der Stäbchen-Innenglieder, ganz ähnlich in ihrer Modalität jener von Zapfen-Innengliedern, stimmt vollkommen überein mit den embryologischen und anatomischen Eigenschaften, die uns schon bekannt sind.

Dr. Oppenheimer[1]) hat in Schenk's Laboratorium nachgewiesen, dass die Stäbchen in ihrer Entwicklung vorwiegend die Zapfenform annehmen und dass sie aus diesen hervorgehen. Zuerst kommen im Embryo nur Zapfen vor, beim erwachsenen Thiere stellen die Zapfen mehr dem embryonalen Typus annähernde Gebilde dar.

Max Schultze[2]) hebt hervor, dass in den jungen Thieren der Durchmesser der Stäbchen an der Spitze so rasch abnimmt, dass der Unterschied zwischen Stäbchen und Zapfen ungemein schwer zu erkennen ist. Auch durch andere mikroskopische Details meint Max Schultze, dass es nur durch die Form und die Grösse einen essentiellen Unterschied zwischen Stäbchen und Zapfen gebe. In den Kaninchen und Meerschweinchen sehen die Innenglieder der Zapfen und der Stäbchen ganz ähnlich aus. Endlich ist es bekannt, dass in der Thierreihe beide Arten percipirender Elemente durch eine einzige derselben vertreten werden können.

---

[1]) Oppenheimer, Mittheilungen aus dem embryologischen Institute von Dr. Schenk. I. Bd., II. H.

[2]) Max Schultze in Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben. 1872, V. Lieferung, Capitel XXXVI.

Eine wichtige Frage stellt sich uns jetzt entgegen: nämlich wie sich diese Bewegung an Zapfen- und Stäbchen-Innengliedern am lebenden Protoplasma verhält. Engelmann bezeichnet schon die Bewegung des Zapfen-Innengliedes als eine solche, welche ähnlich der Bewegung des contractilen Protoplasma ist, und stützt sich hierbei auf Präparate, wo der jeweilige Zustand des Innengliedes durch $3^1/_2$% Salpetersäure fixirt wurde. An frischen Präparaten, welche ich durch Zerzupfen von Retinastücken im Kammerwasser erhalten habe, erhielt ich einige nähere Aufklärungen über die Art und Weise der Bewegung. Von einem Dunkelfrosch wurde die Netzhaut in seinem Kammerwasser untersucht, das Präparat durch Zerzupfen bei rubin-rothem Lichte angefertigt, und sogleich zur Untersuchung unter das Mikroskop gebracht. Es war an einem solchen Präparate der Sehpurpur und die einzelnen Elemente nach allgemein angenommenen Grundsätzen möglichst frisch und der Norm am nächsten stehend erhalten. Ereignete es sich, dass man ein passend isolirtes Stück eines Zapfens mit dem Opticus-Ellipsoide und Innengliede erhielt, so zeigte sich wiederholt Folgendes: Das Innenglied, welches an dem Opticus-Ellipsoid hing, war, wie schon Schwalbe[1]) hervorhebt, bald homogen, bald schwach granulirt. Veränderungen an demselben im frischen Zustande waren nicht leicht an allen oder an den meisten Stücken von Innengliedern zu beobachten; es gelang aber trotzdem, einige Bewegungserscheinungen an einzelnen isolirten Zapfen mit ihren Innengliedern wahrzunehmen, welche darin bestanden, dass dieselben abwechselnd dünner und dicker wurden, bis endlich das unbewegliche Innenglied eine gewisse Länge erreicht hat, welche es bleibend beibehielt.

Wenn wir aus dieser Beobachtung einen Rückschluss auf die Bewegungsform uns erlauben, so geht daraus hervor, dass die Bewegung, welche eine Verkürzung nach sich zieht, nicht mit einem Male auftritt, sondern die Verkürzung des Innengliedes scheint in der Weise zu Stande zu kommen, dass abwechselnd vor dem Erreichen einer gewissen Kürze das Innenglied bald länger, bald kürzer, beziehungsweise dünner oder dicker wird.

[1]) Schwalbe in Graefe's und Saemisch' Handbuch der Augenheilkunde. I. Bd., IV. Capitel.

Auf den Zusammenhang, welcher zwischen Innengliedern und Aussenkörnern besteht, ebenso wie auf die isolirten äusseren Körner, suchte ich an meinen frischen Zupfpräparaten die Aufmerksamkeit hinzuwenden. Ich war öfter in die Lage versetzt, isolirte Zapfen-Innenglieder mit den Körnern in Zusammenhang zu sehen und fand dabei, dass bei der stattgehabten Veränderung des Innengliedes auch das bezügliche Korn manche Bewegungen durchmachte, welche sich derart manifestirten, dass am Rande desselben kleine tangentiale Abschnitte sich körnchenfrei zeigten, ja zuweilen über das Niveau erhoben waren. Der grosse Kern in derselben blieb, soweit meine Beobachtungen reichen, unverändert. Wenn also eine Verkürzung oder Verlängerung der Innenglieder und eine Bewegung in den Körnern zugleich stattfindet, so ist es leicht ersichtlich, dass mit der Bewegung der Innenglieder auch eine solche in dem Protoplasma der Körner vor sich gehen wird. Somit kann man annehmen, dass die Körnchen in den Körnern, aus diesen in die Innenglieder sich fortsetzen; wo aber die Protoplasmaverschiebung fehlt, da wird das Innenglied ein homogenes Aussehen erlangen. Es ist daher die von den Histologen angegebene Beschreibung, dass die Innenglieder der Zapfen und Stäbchen bald körnig, bald homogen erscheinen, aus dem Angeführten erklärlich.

Diese Thatsachen lassen mich vermuthen, dass die Bewegung in radiärer Richtung unter der Einwirkung des Lichtes in grösserer Ausdehnung als den Stäbchen-Aussengliedern und den Zapfen- und Stäbchen-Innengliedern entspricht, statthat; und bei besonderen Hilfsmitteln dürfte die Beobachtung ergeben, dass die Bewegungs-Erscheinungen in radiärer Richtung, innerhalb der Retina, vielleicht auch auf die weiteren Lagen derselben sich erstrecken.

Diese merkwürdigen Thatsachen an den Gebilden der Retina unter verschiedenen Lichteinflüssen, gehen, wie soeben erörtert, mit Formveränderungen der Zellen in dem Stratum Pigmentosum einher. In auffälliger Weise ergab sich im Verlaufe meiner Untersuchungen, dass diese Bewegungs-Erscheinungen, sowohl die an den Pigmentzellen, als auch diejenigen an den Innengliedern der Zapfen und der Stäbchen, nicht nur unter dem Einflusse des Lichtes zu beobachten sind, sondern bei der Dunkelretina

kann eine Erwärmung denselben Effect zeigen, wie man ihn an der belichteten Netzhaut beobachtet.

Wenn ich einen Frosch längere Zeit im Dunkeln hielt, die Augen desselben rasch enucleirte (bei rother Beleuchtung), und eines derselben einer Temperatur von 30—36° C. aussetzte, so waren die Innenglieder kürzer als in dem anderen Auge, welches im Dunkeln war, ohne erwärmt worden zu sein. Ebenso verhielten sich die Pigmentzellen bei dem ersteren, in ähnlicher Weise wie es dem Verhalten derselben bei der belichteten Retina entspricht, obgleich das Auge im Dunkeln blieb, bis die $3^1/_2$% Salpetersäurelösung genügend bis zur Fixirung der Elemente auf das Auge eingewirkt hatte.

Ich stellte den Versuch wiederholt auch in der Weise an, dass ich einen Frosch in einer Trockenkammer hielt, welche dunkel gemacht wurde, und selbe überdies in ein Dunkelzimmer gebracht wurde, bei einer Temperatur (30° C.), welche nach längerem Einflusse an dem Thiere Wärmestarre hervorzubringen im Stande war. Das Auge wurde zur Untersuchung genommen, in dem Momente, als man bereits Wärmestarre an den Muskeln jener Seite der Extremitäten, welche mit dem Boden des Gefässes in Berührung stand, nachweisen konnte. Zuweilen wurde das Auge früher zur Untersuchung verwendet. Auf die Vertheilung des Fuscins in den Epithelzellen und in ihren Fortsätzen wurde bereits von Kühne die Wärme als geltend gemacht, und war er im Stande, nachzuweisen, besonders an curarisirten Fröschen, dass bei einer Temperaturerhöhung von etwa 30° C. ein Vorschreiten des Pigmentes zu den Innengliedern bei Dunkelfröschen möglich ist. Meine Untersuchungen belehren mich das die Fuscinkörnchen bei höherer Temperatur an Dunkelfröschen constant bis vor die Membrana limitans externa reichen, und dass sie nicht immer in einer Linie, aus Fuscinnadeln gebildet, angeordnet sind, sondern die Art und Weise der Anhäufung dieser Pigmentkörnchen steht mit ihren krystallinischen Formen verschieden im Zusammenhange. Zuweilen ist das Pigment so dicht angeordnet, dass man mit Bestimmtheit — ohne es früher anderweitig erfahren zu haben — aus der Pigmentvertheilung nicht urtheilen kann, ob man es nicht mit Pigmentzellen einer belichteten Retina zu thun hat.

Von ähnlicher Wirkung war die erhöhte Temperatur auch für die Innenglieder der Zapfen und Stäbchen, so dass dieselben ähnlich verkürzt vorkommen, wie es bei der belichteten Retina der Fall ist.

Zum Schlusse ist für uns vom Interesse, wenn wir einen raschen Blick in die ophthalmologische Literatur werfen, und dabei constatiren, wie mehrere Gebilde, deren functionelle Bedeutung wir oben erörtert haben, schon früher von anderen Autoren als anatomische Thatsachen anerkannt und beschrieben worden sind.

Schwalbe[1]) war es zuerst, der an der Froschretina die Stäbchen mit den langen Innengliedern als eine merkwürdige zweite Art von Stäbchen beschrieben und abgebildet hat; — was später von Kühne, welcher jenen Stäbchen eine bestimmte grüne Farbe zuschreibt, und von Ranvier bestätigt wurde. — Von diesen Gebilden kann, nach dem heutigen Stande unseres Wissens, nicht mit Bestimmtheit behauptet werden, ob ihnen ein functioneller oder rein anatomischer Werth zukommt, oder ob man sie mit embryonalen und regenerativen Vorgängen in Zusammenhang bringen soll. Von den gleich zu besprechenden Gebilden jedoch, die bisher als einfache anatomische Befunde beschrieben worden sind, ist mit Sicherheit anzunehmen, dass sie zu der Einwirkung des Lichtes in inniger Beziehung stehen.

Landolt[2]) bemerkt, wie die Zapfen an der Froschretina selten in derselben Ebene sich befinden; und in Fig. 3 *b* seiner Abbildungen stellt er uns zwei Zapfen nebeneinander dar, der eine mit längerem, der andere mit kürzerem Innengliede. Landolt bezeichnet diese Zapfen als Doppelzapfen; doch ist ihre Verbindung auf dem betreffenden Bilde nicht angegeben, und man kann sie ganz gut für Zapfen mit verlängertem und zusammengezogenem Innengliede ansehen.

Betreffs der „äusseren Körner" hebe ich nur zwei merkwürdige Beobachtungen hervor. Landolt, welcher sich wahrscheinlich in seinen Untersuchungen nur mit belichteten Froschnetzhäuten befasste, bemerkt nämlich wie die äusseren Körner

[1]) Schwalbe in Graefe's und Saemisch's Handbuch für Augenheilkunde.

[2]) Landolt, Beitrag zur Anatomie der Retina vom Frosche, Salamander ... Archiv für mikroskop. Anatomie. 1871, Bd. 7, pag. 84.

an dem peripherischen Theil der Netzhaut nicht mehr so spindelförmig lang gezogen wie im Centrum, sondern kurz, an beiden Polen abgerundet sind. Diese Erscheinungen an den äusseren Körnern sind mit dem Einflusse des Lichtes in Verbindung zu bringen. Thatsächlich sind die Charaktere der belichteten Retina nur an centralen, nicht aber an den mehr peripherischen Theilen zu suchen, wie dies auch Angelucci bemerkt.

Czerny[1]), welcher mehrere Versuche zur Blendung durch Sonnenlicht auch an der Froschretina im Laboratorim Brücke's angestellt hat, bemerkt, wie die Elemente der Aussenkörnerschichte an den geblendeten Stellen, d. i. wo direct das Licht auf die Netzhaut eingewirkt hat, mehr oblong bis spindelförmig, während sie an den übrigen Partien mehr kuglig sind. Diese ovalen Formen der Körner bedeuten für Czerny einen pathologischen Vorgang, für mich sind sie eine functionelle Thatsache.

Die hier mitgetheilten Untersuchungen habe ich im Schenk'schen Laboratorium in Wien ausgeführt. Da Prof. Schenk mir bei meinen Arbeiten mit gutem Rathe in der liebenswürdigsten Weise immer beigestanden ist, spreche ich ihm hier meinen besten Dank aus.

[1]) Czerny, LVI. Bd. d. Sitzungsb. d. k. Akad. d. Wissensch. Jahrg. 1867.

II.

Beitrag zur Lehre über die Entwicklungsgeschichte der Patella.

Von

Dr. Julius Kaczander.

(Aus dem Laboratorium des Prof. Schenk in Wien.)

(Am 14. Jänner 1886 von der Redaction der Wiener medic. Jahrb. übernommen.)

Hiezu Tafel I.

Die Ansichten über die Entwicklung der Gelenke und deren mikroskopischen Bau im ausgebildeten Zustande haben im Laufe der Zeiten mannigfache Wandlungen erfahren, und wenn auch in letzterer Richtung die verschiedenen Autoren sich theilweise geeinigt haben, so kann man doch nicht sagen, dass eine allgemein angenommene Lehre über die Entstehungsweise der Gelenke vorhanden wäre.

Die Divergenz der Anschauungen beginnt schon mit der Frage, ob die einzelnen Skeletabschnitte in ihrer primordialen Knorpelanlage getrennt sind oder nicht, und noch mehr häufen sich die Gegensätze bei der Beurtheilung der Detailvorgänge, welche während der Gelenksentwicklung zum Vorscheine kommen.

Nach Karl Ernst v. Baer[1]) entstehen die einzelnen Skeletabschnitte der Zehen und Finger derart, dass ihre isolirten Knorpel in einer gemeinschaftlichen Scheide eingeschlossen sind. Bezüglich der Gelenksbildung spricht sich v. Baer nur dahin aus, dass die artikulirenden Knorpelflächen primär von einander getrennt sind.

[1]) Carl Ernst v. Baer. Ueber die Entwicklungsgeschichte der Thiere. 1828.

C. Bruch[1]) war der Erste, dem wir umfangreiche Untersuchungen sowohl über die Entwicklung des Knochensystems überhaupt als auch über die Entstehungsweise der Gelenke verdanken. Er sagt, dass die einzelnen Skelettheile niemals in toto und auf einmal auftreten, sondern gesondert und successive aus einem formlosen Blastem sich herausbilden, so dass einzelne Knorpel, z. B. die äussersten Partien der Extremitäten und der Wirbelsäule verhältnissmässig erst sehr spät erscheinen. Nur ausnahmsweise gibt Bruch eine sogenannte Abgliederung einzelner Skeletstücke von einem gemeinschaftlichen Knorpelstücke zu, und zwar lässt er auf diese Weise den Hammer vom Unterkieferstück des Meckel'schen Knorpels, das kleine Zungenbeinhorn vom Griffelfortsatze des Schläfebeins entstehen, bestreitet aber ganz entschieden gegen Rathke eine ähnliche Entstehungsweise der Rippen bei Vögeln und Säugethieren.

Sehr wichtige Angaben macht Bruch über die Bildung der Gelenke und deren Kapsel, indem er mittheilt, dass die Kapselbänder nichts anderes sind, als Fortsetzungen des Perichondriums über den Zwischenraum der Knorpelenden hinweg, welche niemals die Gelenkflächen überkleiden, welch' letztere sammt den Bandscheiben überhaupt später entstehen, als die Kapselbänder, und zwar durch Dehiscenz des zwischen den Knorpelenden übrig gebliebenen, nicht mehr zum Wachsthume des Knorpels verwendeten Bildungsgewebes. Die Gelenkflächen sind, sobald überhaupt eine Gelenkhöhle wahrnehmbar ist, stets von Knorpelsubstanz gebildet.

Luschka[2]) fand beim Fötus über dem Gelenksknorpel eine verschiedengestaltige faserige Substanz mit kleinen Fortsätzen, welch' letztere nebst ihrer bindegewebigen Unterlage späterhin zu einer synovialen Flüssigkeit verschmelzen, wodurch dann eine von glatten Knorpelflächen begrenzte Höhle, die Gelenkhöhle zu Stande kommt.

---

[1]) Bruch. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Knochensystems. Neue Denkschriften der allgem. Schweiz. Gesellschaft f. die gesammten Naturwissenschaften. Bd. 12. 1852.

[2]) Luschka. Zur Entwicklungsgeschichte der Gelenke. Müller's Archiv. 1855.

Luschka meint, dass dies der gesetzmässige Vorgang bei der Bildung höherer Gelenke sei, und dass alle anderen Gelenke, welche mehr oder weniger die Charaktere von synarthrotischen Gelenkverbindungen führen, als auf einer niederen Stufe der Gelenkbildung stehen gebliebene zu betrachten sind, bei welchen noch in erwachsenem Zustande Reste dieser Bildungsweise zu erkennen sind, während bei allen anderen Gelenken späterhin über dem Knorpel entweder gar keine vom Knorpel verschiedene oder nur eine äusserst dünne Schichte einer durchscheinenden formlosen Masse zu finden ist.

Aus einem anderen Werke Luschka's[1]) ist hervorzuheben, dass er die Ansicht Bruch's über die getrennte Anlage der einzelnen Skeletknorpel bestätigt, dass er aber das Zwischengewebe, welches die einzelnen Knorpelkerne trennt, sich nicht, wie Bruch, in Knorpelgewebe umwandeln, sondern verflüssigen lässt. Ein mehr oder weniger grosser Rest derselben wandelt sich in eine im embryonalen Zustande die Gelenkknorpel überziehende Synovialmembran um, oder persistirt in den Rippenköpfchengelenken als eine Schichte von Bindegewebe oder in den Halbgelenken als eine faserige Masse, welche verschieden gestaltete zottige Auswüchse producirt.

Einen anderen Standpunkt, als die bisher erwähnten Forscher, vertritt Rathke[2]), denn wenn er auch, wie Bruch, annimmt, dass die einzelnen Skeletabschnitte im knorpeligen Stadium von einander getrennt sind, so bilden sie doch in einem früheren Stadium einen einzigen ungetheilten Körper, der sich erst dann in mehrere Stücke gliedert, wenn er in der ganzen Masse desselben die Verknorpelung beginnen will.

Henle[3]) sagt, dass die Synarthrose und Diarthrose keine wahren Gegensätze sind, die bewegliche Gelenkverbindung geht aus der unbeweglichen hervor, durch eine vom Centrum gegen die Peripherie vordringende Verflüssigung der Zwischensubstanz.

Er schliesst sich bezüglich der Vorgänge bei der Gelenkentwicklung im Uebrigen Bruch an, und meint wie dieser, dass

[1]) Luschka. Die Halbgelenke des menschl. Körpers. 1858.
[2]) Rathke. Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere. 1861.
[3]) Henle. Handbuch der system. Anatomie. 1871.

die Gelenkhöhlen durch Dehiscenz des zwischen den Enden der knorpeligen Anlagen übrig gebliebenen Bildungsgewebes entstehen, welches nicht mehr zum Wachsthum des Knorpels verwendet wird.

Eine exceptionelle Stellung in der Frage der Gliederung des Knochensystems und in Folge dessen auch des Zustandekommens der Gelenke nehmen Henke und Reyher[1]) ein. Nach diesen Forschern entstehen die Finger und Zehen nicht durch Zerlegung einer früher einheitlich angelegten Säule, auch nicht ausschliesslich im Sinne Bruch's, aus isolirten Kuorpelkernen, sondern sie constatiren einen dritten Modus der Entstehung, welcher darin besteht, dass sich successive ein neues Glied hart an dem Ende des vorher fertigen bildet. Wenn nämlich eines dieser Glieder eine gewisse Länge erreicht hat, wird es durch eine quer darauf gelegte Platte von etwas anders verdichtetem Gewebe abgestossen, ehe das folgende Stück darauf gelegt wird. Dieses wächst nun im Anschlusse an die zwischen gelegte Scheibe. Die Verbindung zwischen beiden ist ursprünglich eine Syndesmose, aus welcher eine Diarthrose werden kann, wenn die Zwischenscheibe sich verdünnt und schliesslich schwindet.

Nagel[2]) lässt die verschiedenen Skeletabschnitte auch aus getrennten Knorpelanlagen entstehen, die durch eine indifferente Zwischenzone von einander geschieden sind. Der periphere Theil der Zwischenzone wird zur Synovialfalte, die mehr central gelegenen Theile derselben zu den Zwischenknorpelscheiben und Ligamenten innerhalb der Gelenkhöhlen. Der noch übrige Rest wird zum appositionellen Wachsthume der Gelenkenden verbraucht. Mit dem Abschlusse dieses erfolgt auch gleichzeitig die Lösung der Gelenkenden von einander und diese liegen nun mit nackten Flächen aneinander, in denen die äussersten Zellen abgeplattet sind.

Nach Gruber[3]) ist die Platte des Steigbügels mit der Labyrinthkapsel ursprünglich verwachsen und die spätere Gelenks-

---

[1]) Henke und Reyher. Studien über die Entwicklung der Extremitäten. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. 70. Bd. 1875.

[2]) Nagel. Die Entwicklung der Extremitäten der Säugethiere. 1878.

[3]) J. Gruber. Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Steigbügels und ovalen Fensters. Mittheilungen aus d. embryolog. Inst. d. k. k. Univers. in Wien. II. Hft. 1878.

bildung tritt erst in der zweiten Hälfte des Entwicklungslebens auf.

Bernays[1]) macht die Mittheilung, dass zwischen je zwei Knorpeln eine Zwischenzone vorhanden sei, welche aus zwei chondrogenen Schichten und zwischen diesen aus einem indifferenten Streifen bestehe. Die chondrogenen Schichten deutet Bernays als Wucherungszone des Knorpels, weil er Entwicklungsstufen von Knorpelzellen in ihnen antraf. In der Auffassung der Gelenkbildung bestätigt er im Allgemeinen Bruch's Ansichten und tritt namentlich der Luschka'schen Lehre entgegen, indem er sagt, dass sich die Gelenkhöhle aus dem Indifferenzstadium zwischen den knorpeligen Flächen zweier Skelettheile entwickelt, indem sowohl das die beiden Skeletenden verbindende indifferente Gewebe, als auch die beiden chondrogenen Schichten derselben sich successive in Knorpel umwandeln. Eine Dehiscenz der zwei aneinander stossenden Knorpelflächen erfolgt wahrscheinlich durch Muskelcontraction. Die Synovialzellen sah Bernays an den Rändern der nackten Gelenkflächen auftreten, sie sind vom entwicklungsgeschichtlichen Standpunkte rein bindegewebige Gebilde und frei von jeder Endothelbekleidung. Bernays ist der Erste, welcher auch die Entwicklung der Patella und ihrer gelenkigen Verbindungen mit dem Oberschenkelknochen studirte und zu dem Resultate kam, dass dieselbe nach den oben aufgestellten allgemeinen Regeln erfolgt. Bemerkenswerth ist aber noch die Mittheilung von Bernays, dass die Patella ursprünglich keine nähere Verbindung mit der Endsehne des M. quadriceps zeigt, dass letztere später angelegt wird, als die Patella und über diese anfangs nur oberflächlich hinwegzieht.

Nach Schulin[2]) sind die einzelnen Stücke des knorpeligen Primordialskeletes zeitlich und räumlich getrennt.

Er bestätigt die Angabe von Bernays, dass vor der Entwicklung der Gelenksspalte die Zwischenzone drei Abtheilungen

[1]) Bernays. Die Entwicklungsgeschichte des Kniegelenkes des Menschen mit Bemerkungen über die Gelenke im Allgemeinen. Morph. Jahrbuch. 4. Bd., 3. Hft. 1878.

[2]) Schulin. Ueber die Entwicklung und weitere Ausbildung der Gelenke des menschl. Körpers. Arch. f. Anat. u. Physiol. Abth. 1879.

erkennen lässt, nämlich zwei die Gelenksenden überziehende, und eine intermediäre, aber er bestreitet, dass die chondrogenen Zonen von Bernays Stellen seien, wo appositionelles Knorpelwachsthum stattfindet; sie stellen vielmehr den Endpunkt des appositionellen Knorpelwachsthumes dar, ihre Zellen sind die letzten sich apponirenden Knorpelzellen, welche nicht mehr eine volle Reife erreicht haben, und persistiren in dieser Form als Grenzschicht des Knorpels; sie wandelt sich später ebensowenig in Knorpel um, wie die intermediäre Schichte, sondern persistirt, und das Schicksal der letzteren ist ein je nach den äusseren Verhältnissen verschiedenes.

Urbantschitsch[1]) untersuchte die Entwicklung des Hammer-Ambos-Gelenkes. Das Wichtigste an seiner Arbeit ist, dass der Hammer und Ambos ursprünglich knorpelig vereinigt sind, also einer gemeinschaftlichen Bildungsmasse entstammen. Sonst aber gibt Urbantschitsch keine anderen Angaben über das Zustandekommen der gelenkigen Verbindungen zwischen den beiden Gehörknöchelchen, als dass sich die Knorpelzellen schon bei der erst angedeuteten Gelenksbildung dichter aneinander drängen und mehrere parallele Lagen bilden.

Nach Schuster[2]) entwickelt sich aus der Zwischenzone der embryonalen Gelenke der bleibende Knorpelüberzug der Gelenkenden und der intraarticuläre Bandapparat, dagegen sind der Limbus cartilagineus der Hüftpfanne und die Cartilagines falcatae des Kniegelenkes secundäre Derivate der Gelenkskapseln.

Kölliker[3]) schliesst sich in der Frage der Gelenkentwicklung Henke und Reyher an, indem er, wie diese Forscher, annimmt, dass sich das Extremitätenskelet vom Rumpfe gegen die Peripherie zu entwickelt, und zwar so, dass Knorpel um Knorpel, Gelenkanlage nach Gelenkanlage, deutlich wird. Die aus indifferenten Zellen bestehenden Gelenkanlagen verbinden die

[1]) Urbantschitsch. Beobachtungen über die Bildung des Hammer-Ambos-Gelenkes. Mitth. aus d. embryolog. Inst. der k. k. Univers. in Wien. III. Hft. 1879.

[2]) Schuster. Zur Entwicklungsgeschichte des Hüft- und Kniegelenkes. Mittheil. aus d. embryolog. Inst. des Prof. Schenk in Wien. I. Bd.

[3]) Kölliker. Grundriss der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. 1880.

einzelnen Knorpelstücke zu einer Säule. Die Gelenkanlagen sind anfänglich gleich dick, überragen, wie auch Henke und Reyher fanden, die Knorpelenden; in einem gewissen Stadium aber werden sie bei gleichzeitiger Umwandlung der peripherischen Theile zu Fasergewebe in ihrem mittleren Theile, wie auch Henke und Reyher mittheilen, von den einander entgegenkommenden Knorpelenden verdünnt, resp. nach den Seiten gedrängt, bis diese letzteren ganz nackt, ohne einen bindegewebigen Ueberzug, zur Berührung kommen, womit dann die Gelenkhöhle gegeben wäre. Die Frage, ob nicht in einzelnen Fällen auch Erweichungen bei der Gelenkbildung eine Rolle spielen, lässt Kölliker unentschieden.

Meine Untersuchungen betreffen die Entwicklung des Kniegelenkes, und zwar hauptsächlich der gelenkigen Verbindung der Patella mit dem Oberschenkel. Als Material dienten mir Hühnerembryonen von demjenigen Stadium angefangen, wo noch die Patella in dem ihr zu Grunde liegenden Substrate von embryonalen Bildungszellen nicht differenzirt ist, bis zur vollständigen Ausbildung derselben.

Die Methode der Untersuchung bestand darin, dass ich das Kniegelenk je eines Stadiums in sagittaler Richtung, also parallel mit der Längsaxe der Extremität, in Serienschnitte zerlegte. An 200 Stunden alten Hühnerembryonen (Fig. 1) ist am distalen Ende des Oberschenkels *(O)* nach aussen von den regellos zerstreuten Knorpelzellen, welche dasselbe zusammensetzen, bei schwacher Vergrösserung eine besondere Schichte von Zellen *(ch)* erkennbar, welche von dem hellen Knorpel durch ihre dunklere Beschaffenheit, respective etwas intensivere Färbung durch Carmin unterscheidet. Stärkere Vergrösserungen lassen erkennen, dass die kleinen runden Zellen dieser Zone viel dichter aneinandergedrängt sind, als die des angrenzenden Knorpels, und dass eine Intercellularsubstanz zwischen ihnen vollständig fehlt. Lateralwärts ist diese Zone in Continuität mit ganz ähnlich beschaffenen Zellen, welche das Territorium *(Pa—Fp)* einnehmen, wo sich in einem entwickelten Stadium hauptsächlich die knorpelige Patella und ein ansehnlicher Fettpolster befinden, welch letzterer dem unteren Rande der Patella anliegt.

Da wir kleine, rundliche, dicht nebeneinander liegende Zellen mit vorübergehend indifferentem Charakter als embryonale Bildungszellen ansehen, so können wir sagen, dass an der Stelle, wo sich im entwickelten Thiere die knorpelige Patella, ferner ein sich dieser anschliessender Fettpolster befindet, ursprünglich ein solches Gewebe ist, aus welchem erfahrungsgemäss die verschiedenen Gebilde des mittleren Keimblattes, Muskel, Knorpel, Knochen, Fettgewebe etc. hervorgehen. Dasselbe gilt für jene unmittelbar dem knorpeligen Femurende aufliegende Zone von Zellen, welche sich, wie erwähnt, durch die eigenthümliche Gruppirung, dunklere Beschaffenheit, intensivere Carminfärbung etc. von den benachbarten Elementen unterscheiden, und von welchen wir wissen, dass sie sich in Knorpel umwandeln und deshalb von gewissen Autoren als chondrogene Zone benannt werden.

Mit Rücksicht auf die topographische Richtigstellung dieser Angabe sei erwähnt, dass schon in diesem Stadium das Ligam. patellae pr. *(L)* in Form eines durch Carmin stets intensiv roth gefärbten Streifens — der aber in diesem Stadium noch nicht aus Bindegewebsfasern, sondern aus embryonalen Bildungszellen besteht, welche mit den benachbarten Elementen desselben Charakters untrennbar zusammenhängen — angedeutet ist und sich nach oben diffus verliert, nach unten aber stellenweise sehr gut bis zur Tibia *(T)* zu verfolgen ist.

Es ist dies eine Erscheinung, welche der Beobachtung von Bernays (l. c.), dass die Strecksehne des Extensor quadriceps später angelegt ist, als die Patella, widerspricht, da ja das Ligam. patellae pr. nichts Anderes als eine Fortsetzung der Strecksehne darstellt. Auch erinnert dieser Befund an die Mittheilung von Schuster (l. c.), nach welcher der Limbus cartilagineus der Hüftpfanne und die Cartilagines falcatae des Kniegelenkes secundäre capsuläre Anlagen sind, denn man findet bei den Hühnerembryonen des beschriebenen Stadiums, dass die Patella und das Ligam. p. pr. aus einem gemeinschaftlichen Substrate hervorgehen, und nur in späteren Stadien geweblich differenzirt erscheinen, indem die Kapsel, resp. das Ligament zu leimgebendem, während die Patella zu chondrogenem Gewebe umgestaltet wird.

zur Gelenkbildung führen, aussprechen, und schliesslich, weil andere Autoren, wie z. B. Bernays, behaupten, dass überall dort, wo eine gelenkige Verbindung entsteht, zwischen je zwei Knorpelenden nebst der Zwischenzone zwei chondrogene Schichten erscheinen.

Wir sehen aber, dass bei 254 Stunden alten Hühnerembryonen (Fig. 3), wo die Patella *(Pa)* noch immer nicht deutlich knorpelig differenzirt ist, sondern nur als eine durch besondere Gruppirung von den sie umgebenden embryonalen Bildungselementen sich markirende Zellenmasse erscheint und als solche weit weg vom Oberschenkelknochen *(O)* liegt und zwischen beiden die bindegewebige Zwischenzone *(Zwz)* und noch eine grosse Masse von embryonalen Bildungszellen lagert, schon das Gelenk in Entwicklung begriffen ist. Die an Breite fortwährend wachsende bindegewebige Zwischenzone nämlich zeigt viele Lücken, es bilden ihre Bindegewebsfasern verschieden gestaltete grössere und kleinere Spalträume *(Sp)*, die miteinander communiciren, und wohl durch theilweisen Schwund des in diesem Stadium die Zwischenzone bildenden embryonalen Bindegewebes entstanden sind, hie und da auch bei etwas älteren Embryonen, z. B. solchen von 289 Stunden, Fettzellen, und vielleicht auch Flüssigkeit enthalten, was um so beweisender ist, als in ihrer unmittelbaren Nähe, dort, wo sich im ausgebildeten Thiere ein Fettpolster befindet, die Fettzellen noch nicht entwickelt sind und man hierdurch offenbar zur Fragestellung gezwungen wird, ob nicht in der That, wie es ja einige Autoren (Henke und Reyher, Bernays, Kölliker) auf Grund theoretischer Erwägungen ausgesprochen haben, Muskelactionen bei der Schaffung der Gelenkhöhlen mithelfen.

Mit diesem Anfange ist aber auch schon das Wesentliche bezüglich der Gelenkbildung erreicht, und es werden die erwähnten Spalten mit der Zeit immer grösser, die Bindegewebsmasse zwischen denselben vermindert sich, so dass bis zum Ende der Entwicklungszeit ein breiter, klaffender Gelenkraum zu Stande kommt.

Die noch folgenden Entwicklungserscheinungen beschränken sich hauptsächlich auf die vollkommenere Ausbildung der Patella. Dies erfolgt auf Kosten der embryonalen Bildungszellen, welche noch die schon knorpelig differenzirte Kniescheibe gegen den

Oberschenkelknochen hin umgeben, und zwar erfolgt dies successive von der Peripherie zur Gelenkhöhle vorwärtsschreitend.

Die Elemente der Patella in ihrem jüngsten Differenzirungsstadium haben, wie erwähnt, noch nicht die Charaktere von Knorpelzellen und sind nur durch ihre besondere Gruppirung und intensivere Färbung durch Carmin gekennzeichnet. Aber schon bei 267 Stunden alten Embryonen besitzt die Patella alle Eigenschaften des ausgebildeten Knorpels und von diesem Zeitpunkte an erscheint regelmässig eine chondrogene Zone um dieselbe, die den Uebergang zu den noch unveränderten embryonalen Bildungszellen bildet. Anfangs ist diese Zone sehr schmal und von der Umgebung undeutlich abgegrenzt, je weiter aber die Entwicklung vorwärts schreitet, desto breiter wird sie und erscheint z. B. bei 358 Stunden und auch noch bei 504 Stunden alten Embryonen an der dem Femur zugewendeten Seite der Patella als eine sehr breite Schichte, in der die eng zusammenliegenden Knorpelzellen in verschiedenen Stadien der Entwicklung und in lebhafter Kernbildung begriffen sind. Bei den letzteren Embryonen sah ich die chondrogene Zone nicht allein aus knorpelzellenähnlichen Elementen bestehen, sondern ich fand in denselben auch Bindegewebszüge.

Bezüglich der chondrogenen Zone des distalen Gelenkendes des Oberschenkels wäre noch zu erwähnen, dass dieselbe am Ende der Incubationszeit an den Stellen, wo die gelenkige Verbindung mit dem Unterschenkel stattfindet, einen complicirteren Bau aufweist, als man ihn an der der Patella entsprechenden Gelenkfläche findet. Während nämlich hier die chondrogene Zone aus mehreren Schichten platter, meistens der Gelenkoberfläche parallel liegenden Zellen zusammengesetzt ist, welche gegen die Gelenkhöhle hin von einer mehr oder weniger breiten Lage von Bindegewebsfasern bedeckt sind, zeigen die Zellen an genanntem Orte eine ungleiche Anordnung derart, dass die mehr proximal gelegenen Reihen bilden, welche auf die Gelenkfläche senkrecht gestellt sind, während die mehr distal gelegenen keine solche Regelmässigkeit in ihrer Lagerung zeigen.

Wenn wir nun die hier mitgetheilten Beobachtungen überblicken und dieselben mit den bekannten Arbeiten Anderer vergleichen, dann kommen wir zu dem Resultate, dass ich bezüglich

des Zustandekommens der gelenkigen Verbindung zwischen Patella und Oberschenkel beim Hühnchen von einigen Autoren, wie Bruch, Bernays, Schuster, Nagel, insofern abweiche, als nach meinen Untersuchungen die gelenkige Verbindung an genanntem Orte durch Schwund einer bindegewebigen Zwischenzone zu Stande kommt, dass ein Theil dieser letzteren noch bei weit vorgeschrittener Entwicklung, so bei 358 und 504 Stunden alten Embryonen als mehr oder weniger starker bindegewebiger Ueberzug der Gelenkflächen, ferner in Form von mehr oder weniger breiten bindegewebigen Brücken zwischen diesen zu sehen ist, die oft unvollständig sind und in diesem Falle frei in der Gelenkhöhle flottiren, und dass meine Befunde bezüglich der gelenkigen Verbindung zwischen Patella und Oberschenkel bei Hühnerembryonen im Wesentlichen mit jener Lehre übereinstimmen, nach welcher die Gelenke überhaupt durch Schwund einer die Gelenkenden überziehenden bindegewebigen Substanz zu Stande kommen.

Ganz analoge Vorgänge finden übrigens auch bei der Entwicklung vieler anderer Organe statt; so bei den Sehnen, deren Scheiden, wie Schenk[1]) mittheilt, in einem gewissen Stadium des embryonalen Lebens mit Bindegewebsmassen ausgefüllt erscheinen, die in späteren Entwicklungsstadien nicht mehr zu sehen sind.

Ebenso ist, wie dieser Forscher[2]) berichtet, bei Kaninchenembryonen die Rectusscheide Anfangs mit Bindegewebe vollständig ausgefüllt, welches dann allmälig schwindet. Dass auch die Trommelhöhle ähnliche Verhältnisse zeigt, ist allbekannt (Kölliker[3]), Troeltsch[4]), Urbantschitsch.[5])

---

[1]) Schenk. Ueber das Verhalten der Flexor. digit. comm. in der Hand menschl. Embryonen. Mittheil. aus d. embryolog. Inst. in Wien. 2. Bd. I. Hft. 1880.

[2]) Schenk. Der Musc. rectus abdom. der Embryonen. Ebenda 2. Bd. II. Hft. 1882.

[3]) Kölliker. Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. 1879.

[4]) Troeltsch. Anatomie des Ohres. 1860.

[5]) Urbantschitsch. Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Paukenhöhle. 67. Bd. d. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. in Wien. 1873. — Ferner Mittheil. aus dem embryolog. Inst. der k. k. Univers. in Wien. 1877.

Auch auf die Auffassung der Patella als ein dem Olecranon homologes Gebilde, wie es in älteren, vergleichend anatomischen Werken zu finden ist, werfen meine Beobachtungen einiges Licht, denn bei dem Umstande, dass alle Theile des Kniegelenkes, nämlich Ober- und Unterschenkelknochen, der Bandapparat, Gelenkhöhle, Patella sammt dem Fettpolster, der sich an dieselbe anschliesst, die Kapsel, resp. das Ligam. pat. pr. aus einem gemeinschaftlichen Substrate hervorgehen, ist ja a priori eine enge Beziehung aller dieser Theile zu einander gegeben, nur muss bemerkt werden, dass dies nur für eine kurze Zeit der Entwicklung gilt, dass sich schon frühzeitig die verschiedenen Theile des Kniegelenkes differenziren, und zwar zuerst die Kapsel als Bindegewebe, dann die Patella als Knorpel (erst sehr spät treten die Fettzellen in dem erwähnten Fettpolster auf), dass aber von dem Zeitpunkte an, wo die Patella gewöhnlich als Knorpel differenzirt erscheint, sie entwicklungsgeschichtlich als ein selbstständiges sowohl vom Femur, wie von der Tibia unabhängiges Gebilde aufzufassen ist.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel I.

Fig. 1. Kniegelenk von einem 200 St. alten Huhnembryo
Fig. 2. „ „ „ 215 „ „ „
Fig. 3. „ „ „ 254 „ „ „
Fig. 4. „ „ „ 504 „ „ „

O = Oberschenkel, *ch* = chondrogene Zone, *Pa—Fp* = Patella — Fettpolster, *L* = Lig. pat. propr., *T* = Tibia, *Zwz* = Zwischenzone, *Sp* = Spaltraum, *Fp* = Fettpolster, *G* = Gelenkhöhle, *B* = Bindegewebsfasern, *Pa* = Patella.

III.

Ueber die Beziehungen des Medullarrohres zu den Primitivstreifen.

Von

Dr. Julius Kaczander.

(Aus dem Laboratorium des Prof. Schenk in Wien.)

(Am 14. Jänner 1886 von der Redaction der Wiener medic. Jahrb. übernommen.)

Die Beziehungen des Primitivstreifens zur Entwicklung der embryonalen Körperbestandtheile überhaupt, sowie speciell zur Entwicklung des Medullarrohres ist, wie die Literatur zeigt, noch nicht ganz aufgeklärt. Nach den Untersuchungen Goette's[1]) entsteht im Bereiche des Primitivstreifens die Medullarrinne dadurch, dass sich das Ectoderm an den Seiten des Primitivstreifens zu den Medullarwülsten erhebt. Den Boden der Rinne bildet der Primitivstreifen, welcher im Kopftheile sehr stark verdickt ist und als Wulst in dieselbe hineinragt. Das Verhältniss des Streifens zur Primitivrinne, welche beide hinter dem Kopftheile genau in der Mittellinie liegen, ist hier ein asymmetrisches geworden, indem der Primitivstreifen eine Verschiebung erleidet, so dass er auf die rechte Seite der Primitivrinne zu liegen kommt, wodurch

[1]) Goette. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere. Arch. f. mikr. Anat. 1874.

ihr rechtsseitiger Rand bedeutend gehoben wird, während der linke ganz im Niveau der übrigen Keimoberfläche liegt. Die Primitivrinne läuft in die linke Hälfte der durch den Primitivstreifen zweigetheilten Medullarfurche aus und verschwindet allmälig, während der nach rechts verschobene Primitivstreifen von der Seite in die Medianebene rückt, wodurch die Symmetrie der Achsenbildungen wieder hergestellt wird.

Nach den Untersuchungen Gasser's[1]), der Goette's Angabe über die Verwendung des Primitivstreifens zum Boden der Medullarfurche bestätigte, geht das Medullarrohr beim Hühnchen nicht aus dem ganzen Primitivstreifen auf diese Weise hervor. Der Primitivstreifen wird nur bis zu einer bestimmten Stelle von den Medullarwülsten umschlossen, jenseits dieser Grenze aber bis zur Schwanzspitze entsteht das Medullarrohr nicht durch Rinnenbildung, sondern es wird aus der soliden Zellenmasse des Streifens strangförmig abgeschnürt.

Die Primitivrinne liegt nach Gasser genau über dem Primitivstreifen, nur am Vorderende weicht dieser etwas zur Seite, manchmal auch gar nicht. Im vorderen Theile des von den Medullarwülsten umschlossenen Streifens vermittelt die Primitivrinne die Communication zwischen Medullarrohr und Darmcanal; hinter der Stelle, wo die Medullarwülste auf dem Primitivstreifen convergiren, schwindet dieselbe. Die von Goette (l. c.) geschilderte asymmetrische Lagerung des Primitivstreifens zur Primitivrinne hält Gasser für bedeutungslos; er findet sie auch nicht constant und immer auf derselben Seite.

Kölliker[2]) lässt das Rückenmark beim Hühnchen an seinem hintersten Ende als geschlossenes Rohr entstehen, aber ohne genauer anzugeben, wo diese Bildungsweise des Medullarrohres anfängt.

Den Ausgangspunkt zu meinen Untersuchungen bildeten Hühnerembryonen von demjenigen Stadium, wo man mit unbewaffneten Augen den Primitivstreifen sieht. der an seinem vorderen

[1]) Gasser. Der Primitivstreifen bei Vogelembryomen. 1878.

[2]) Kölliker. Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. 1879. Leipzig.

Ende von den Rückenwülsten umschlossen wird, welche hinten divergiren, vorne hinter der Kopffalte bogenförmig ineinander übergehen.

Um den Keim möglichst unversehrt zu erhalten, pflege ich ihn auf dem Dotter zu fixiren, indem ich nach Entfernung der Kalkschale und Schalenhaut mittelst eines Tropfers Kleinenberg'sche Flüssigkeit von der Seite her auf ihn einwirken lasse. Schon nach 5—10 Minuten lässt sich die Keimhaut anstandslos umschneiden, und wenn man nachher das Ei unter Wasser taucht, hebt sich die Keimhaut von selbst ab und kann mittelst Löffels in Kleinenberg'sche Flüssigkeit übertragen werden. Die Dotterhaut lässt sich meistens, noch während der Keim auf dem Dotter liegt, entfernen, indem man sie vor dem völligen Ausschneiden der Keimhaut an einem Zipfel fasst und bei Seite schiebt. Gelingt dies nicht, so lässt man sie stehen, denn in der Kleinenberg'schen Flüssigkeit hebt sie sich fast immer spontan ab. Aus der Kleinenberg'schen Flüssigkeit übertrage ich den Keim nach einer halben Stunde in stark verdünnten Weingeist, wechsle diesen 1—2mal in der nächstfolgenden Stunde, ersetze ihn dann in der zweiten Stunde durch 95% Alkohol. Hierin bleibt der Keim eine Stunde und wird dann in toto gefärbt, in 95% Alkohol zurückgelegt, aus welchem er nach einer $^1/_2$—1 Stunde entfernt und eingebettet werden kann.

An Keimen von dem obenerwähnten Stadium ist vor dem vorderen Ende des Primitivstreifens der Embryonalleib in Form von vollständig gesonderten drei Blättern, einem äusseren, mittleren und inneren Keimblatte angelegt. Das äussere Keimblatt zeigt in der Mittellinie die Form einer sehr breiten und tiefen, an ihrem Boden ganz glatten Rinne; das mittlere folgt demselben in seinem Verlaufe und letzterem schmiegt sich das äusserst dünne innere Keimblatt an. Etwas weiter nach hinten erscheint der Boden der Medullarrinne dorsalwärts deutlich ausgebuchtet und je mehr man sich dem Primitivstreifen nähert, desto auffallender wird diese Erscheinung, verknüpft mit einer allmäligen Dickenzunahme des mittleren Keimblattes, bis schliesslich ein bedeutender Wulst gegen die Rückenseite des Embryos zum Vorscheine kommt, in welchem die drei Keimblätter nur mehr stellenweise geschieden sind. Dieser Wulst ist, wie Goette zuerst und nach ihm Gasser hervorhob,

der Boden der Medullarrinne, welcher von den Medullarwülsten umschlossen wird. Noch mehr nach hinten folgt der von den Medullarwülsten umschlossene echte Primitivstreifen, in welchem alle drei Keimblätter untrennbar mit einander verwachsen sind. Die Höhe der Medullarrinne nimmt von vorn nach hinten allmälig ab, indem die Medullarwülste sich mehr und mehr nach der Seite senken, bis sie schliesslich in einem Niveau mit dem peripherisch gelegenen, oberen Keimblatte liegen. Von da an hört die Medullarrinne auf, und die folgenden Schnitte gehören derjenigen Zone des Primitivstreifens an, welche in diesem Stadium nicht von den Medullarwülsten umschlossen wird.

Die von Goette (l. c.) zuerst hervorgehobene asymmetrische Lagerung des Primitivstreifens zur Primitivrinne im Kopftheile des ersteren und die wieder symmetrisch in der Mittellinie werdende Lage desselben weiter vorn kann auch ich bestätigen, nur muss ich mit anderen Autoren (Gasser, Kölliker) hervorheben, dass dies nicht Regel ist, sondern ebenso oft eine vollkommen symmetrische Lagerung desselben in der Mittellinie bis zur Chorda dorsalis vorkommt. Ebenso sah ich auch, dass die Primitivrinne in vielen Keimen von dem Kopfende des Streifens seitlich umfasst wird und dann in eine Hälfte der Medullarrinne ausläuft, aber ebenso oft bleibt sie in der Mittellinie und ist noch, wie Gasser ganz richtig mittheilt, im differenzirten Embryonalleib als seichte Einziehung auf dem Boden der Medullarrinne zu sehen.

Bei etwas älteren Embryonen ist vor dem vorderen Ende des Primitivstreifens die Chorda dorsalis als isolirtes Gebilde zu sehen, welches bald mit dem Boden des Medullarrohres verschmilzt und dann in den Primitivstreifen gänzlich aufgeht. Die Medullarwülste umschliessen den vordersten Theil des Primitivstreifens, der als Höcker in die Medullarrinne hineinragt, jedoch ist dieser nicht so auffallend, wie an jüngeren Embryonen, bei welchen das die Hauptmasse des Primitivstreifens bildende Mesoderm nach den Seiten steil abfiel und das Ectoderm sich gegen die nur ein dünnes Blatt bildende Stammzone des Mesoderms bedeutend senken und eine tiefe Bucht bilden konnte. Andere Verhältnisse werden aber bei weiterer Entwicklung dadurch hervorgebracht, dass sich der Primitivstreifen in seinem Kopftheile durch Vermehrung der Meso-

dermzellen mächtiger entwickelt und auch die Stammzone des Mesoderms dicker wird, so dass beide Theile fast in einer Flucht liegen, und der Primitivstreifen nur dadurch markirt ist, dass in ihm alle drei Keimblätter vollständig verwachsen und die Zellen viel dichter zusammengedrängt sind. Dieser Umstand wirkt formverändernd auf die Gestalt der Medullarrinne in der Weise, dass sie zunächst im Ganzen gehoben und durch die breitere gleichmässige Unterlage eine glatte Oberfläche erhält.

Da die Umwandlung des Primitivstreifens in den Embryonalleib von vorn nach hinten gradatim vorwärts schreitet und an einem Keime verschiedene Entwicklungsstufen vorliegen, wie sie soeben geschildert wurden, so ergibt sich, dass Gasser's Angabe, es könne der Primitivstreifen in einem von den Medullarwülsten umschlossenen und nicht umschlossenen Theil geschieden werden, nur für eine bestimmte Entwicklungsdauer passe; in späteren Stadien aber beeinflussen die beschriebenen Vorgänge im Mesoderm die Entwicklung der Medullarrinne dahin, dass diese wohl nach Goette's und Gasser's Angaben den Primitivstreifen weiter zum Boden behält, aber ohne dass die Medullarwülste denselben seitlich umfassen würden.

Das Verhältniss der Primitivrinne zur Medullarrinne in diesem Stadium ist auch ein anderes geworden. Früher wurde erstere von dem Kopfende des Primitivstreifens seitlich umfasst und lief in eine Hälfte der Medullarfurche aus oder sie verblieb in der Mittellinie und ging dann in die Medullarrinne über, aber so, dass die Primitivwülste nicht in die Rückenwülste ausliefen, sondern in Continuität mit den Primitivwülsten blieben, welche, wie überhaupt der ganze Primitivstreifen im Bereiche der Medullarwülste von diesen umschlossen wurden. Bei älteren Embryonen — welche den Primitivstreifen nicht in den scharf gesonderten zwei Abtheilungen, einer von den Medullarwülsten umschlossenen und einer zweiten nicht umschlossenen zeigen, bei welchen zwischen beiden eine dritte Zone eingeschoben wird mit einer einfachen Medullarrinne über dem Primitivstreifen — gehen unmittelbar die Primitivwülste in die Rückenwülste und die Primitivrinne in die Medullarrinne über, indem letztere allmälig seichter und schmäler, die Rückenwülste kürzer werden.

Im Verlaufe der weiteren Entwicklung kann der Primitivstreifen in drei Zonen unterschieden werden. Ganz vorn ist er in den Embryonalleib einbezogen und ist der Boden der Medullarrinne, dann folgt eine nach oben vollständig glatt begrenzte Partie, auf welcher nicht eine Spur von einer Einsenkung, die man als Medullar- oder Primitivrinne deuten könnte, zu sehen ist, und schliesslich eine Zone, wo der Primitivstreifen am niedrigsten ist und eine Primitivrinne trägt.

Die mittlere und letzte Strecke sind wohl diejenigen, in welchen nach den Untersuchungen Gasser's (l. c.) das Medullarrohr nicht durch Rinnenbildung entsteht, sondern aus der soliden Zellenmasse des Streifens strangförmig abgeschnürt wird, oder wo nach Kölliker (l. c.) das Mark als geschlossenes Rohr sich fortbildet.

Allein, wenn man möglichst feine Schnitte auf diese Frage hin prüft, so findet man, dass in dieser Zone des Primitivstreifens das Medullarrohr sich in anderer Weise entwickelt, als es genannte Autoren angegeben haben. Schon bei schwachen Vergrösserungen ist auf der Oberfläche dieser Zone des Primitivstreifens die Andeutung einer Furche zu sehen, die mit lose zusammenhängenden Zellen ausgefüllt ist, deren Zusammenhang mit den Wänden der Furche ebenfalls gelockert erscheint. An Serienschnitten lässt sich dieser Befund sowohl gegen das Schwanz-, als auch das Kopfende hin verfolgen, und man erkennt alsdann, dass in letzterer Richtung durch Zerfall von Zellen eine Rinnenbildung mit allmäliger Vertiefung und Verbreiterung stattfindet. Besonders instructiv sind jene Serienschnitte, an welchen, im Primitivstreifen, seiner Rückenseite nahe ein Zellenhaufen von den benachbarten Elementen abgegrenzt erscheint, der an den nächstfolgenden Schnitten vermisst wird und statt dessen eine Lücke von Ectodermzellen umgeben vorhanden ist, die, je näher dem Kopfende, umso grösser wird, bis sie sich schliesslich zu einer Rinne entfaltet, welche weiter vorne in Continuität mit der Rückenfurche steht.

Es geht hieraus hervor, dass beim Hühnchen, von einer bestimmten Stelle an der zur Differenzirung des Embryonalleibes noch unverbrauchte Primitivstreifen die solide Anlage des Medullarrohres enthält, das aber in seiner Entwicklung von der Regel insoweit nicht abweicht, als es auch ein Stadium der Rinnen-

bildung durchläuft, ehe es zum Rohre geschlossen wird. Aehnliche Vorgänge finden bei den Knochenfischen statt, bei welchen nach Schapringer[1]) der Canalis centralis medullae spinalis durch einen im Innern der soliden Anlage auftretenden Spaltungsprocess entsteht, oder nach Oellacher[2]) durch Auseinanderweichen und theilweisen Verflüssigung der innersten Zellschicht der soliden Rückenmarksanlage, nur besteht bei den Knochenfischen der principielle Unterschied, dass es bei ihnen nicht zur Bildung einer Medullarrinne kommt, sondern die Form des Rohres direct aus der soliden Anlage hervorgeht.

Wien, 22. December 1885.

[1]) Schapringer, Ueber die Bildung des Medullarrohres bei den Knochenfischen. Sitzungsber. d. Wiener Akad. d. Wiss. 64. Bd., II. Abth., 1871.

[2]) Oellacher, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Knochenfische nach Beobachtungen am Bachforellenei. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. 23. 1873.

IV.

Ueber die Bedeutung der Riech- und Epithelialzellen der Regio olfactoria.

Von

Dr. Em. Kaufmann in Prag.

(Aus dem Laboratorium des Prof. Schenk in Wien.)

(Am 19. Februar 1886 von der Redaction der Wiener medic. Jahrb. übernommen.)

Die Erfahrungen der letzten Jahre, welche im Gebiete der Physiologie des Geruchsinnes gemacht wurden, stimmen darin überein, dass der Sitz der Geruchswahrnehmung in dem oberen Abschnitte der Nasenhöhle gelegen ist. Dieser nimmt bekanntlich die obere, einen Theil der mittleren Muschel und die obere Hälfte der Nasenscheidewand ein und wird im Gegensatze zu der unteren, mit der Schneider'schen Membran bekleideten und ausschliesslich der Athmung dienenden Regio respiratoria — Regio olfactoria genannt. Er unterscheidet sich von jener sowohl durch den histologischen Charakter seiner Schleimhaut, als auch durch seine physiologische Function, indem er ausschliesslich der Geruchswahrnehmung zu dienen hat. Hier sind es vorzugsweise die auskleidenden Elemente, — nach ihrer Genese Ectodermgebilde und somit auch aus dem Substrate stammend, welches den Nerven und Horngebilden zur Grundlage dient —, deren Aufgabe es ist, als periphere Endorgane bei der Geruchsthätigkeit sich zu manifestiren.

Bezüglich der Thätigkeit der letzteren sind nun eine Reihe von Erfahrungen zusammengetragen worden, welche darauf hinaus- oder vielmehr darin auseinandergehen, dass nach der Ansicht der Einen die auskleidenden Elemente der Riechschleimhaut ohne Rücksicht auf ihre verschiedene Form geruchsempfindende Organe sein sollen, während die Anderen zweierlei, nicht nur nach ihrer Form, sondern auch nach ihrer physiologischen Dignität verschiedene Elemente unterscheiden. Als Hauptvertreter jener Ansicht gilt S. Exner, dieser M. Schultze.

Fast gleichzeitig wurden im Jahre 1885 von Ecker[1]) und Eckhardt[2]) in der Riechschleimhaut zweierlei morphologisch verschiedene Zellformen entdeckt. Hingegen ist es das Verdienst Max Schultze's[3]), die charakteristischen Unterschiede dieser beiden Zellformen sowohl in histologischer als physiologischer Beziehung ausführlich dargethan und die Hypothese aufgestellt zu haben, dass wahrscheinlich nur die sogenannten Riechzellen mit den Endfasern des Olfactorius zusammenhängen, also eigentliche Endorgane des Riechnerven bilden, während die Epithelialzellen nur als Stützapparate der ersteren zu betrachten wären. Obzwar es an einer directen Beobachtung des Zusammenhanges der Endfasern des Riechnerven mit den Riechzellen mangelte, so schloss sich dennoch die Mehrzahl der Physiologen und Anatomen in ihren Lehrbüchern mehr oder weniger rückhaltslos den Ansichten M. Schultze's in allen Punkten an.

Da trat nun S. Exner im Jahre 1870 mit einer Arbeit über die Riechschleimhaut des Frosches[4]) und mit einer weiteren im

---

[1]) Ecker, Berichte über die Verhandlungen der Gesellschaft für Beförderung der Naturwissenschaften zu Freiburg im Br. Nr. 12, Nov. 1885.

[2]) Eckhardt, Beiträge zur Anatomie und Physiologie. Heft 1, 1855.

[3]) Max Schultze, Ueber die Endigungsweise des Geruchsnerven und die Epithelialgebilde der Nasenschleimhaut. Berl. Ak. 1856. — Derselbe, Untersuchungen über den Bau der Nasenschleimhaut, namentlich die Structur und Endigungsweise der Geruchsnerven bei dem Menschen und den Wirbelthieren. Abhandlungen der naturforsch. Gesellschaft zu Halle. 1863. — Derselbe, Das Epithelium der Riechschleimhaut des Menschen. Centralbl. f. d. med. Wiss. 1864, Nr. 25.

[4]) S. Exner, Untersuchungen über die Riechschleimhaut des Frosches. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. Bd. LXIII, I. Abth., Jänner 1870.

Jahre 1872 über die der Wirbelthiere[1]) hervor, welche die bis nun giltigen Ansichten wesentlich zu modificiren geeignet waren und, wenn auch nicht zu einem wissenschaftlichen Streite, dennoch zu lebhaften Discussionen und dazu Anlass gaben, dass nunmehr dem Studium der Riechschleimhaut ein regeres und allgemeineres Interesse gewidmet wurde.

Die Studien Exner's gipfeln im Wesentlichen darin, „dass der Unterschied zwischen Epithelial- und Riechzellen kein so eingreifender ist, dass man berechtigt wäre, ihnen entsprechend ihrer verschiedenen Gestalt ganz wesentlich verschiedene Functionen zuzuschreiben", dass also nicht nur die Riech-, sondern auch die Epithelialzellen an der Function des Riechens theilnehmen, respective mit den Endigungen des Riechnerven durch ein subepitheliales Netzwerk nervösen Charakters in Verbindung treten. Den Grund, an dem Vorhandensein zweier functionell verschiedener Zellformen zu zweifeln, fand Exner in dem constanten Vorkommen einer grossen Anzahl von Zwischengliedern zwischen Riech- und Epithelialzellen, sogenannten Uebergangsformen, beim Frosche und bei den Wirbelthieren. Wir hätten demnach in der Riechschleimhaut zwar Zellen verschiedenster Form, in deren Reihe M. Schultze's Riech- und Epithelialzelle als Endglieder zu betrachten wären, in physiologischer Beziehung jedoch nur Riechzellen, indem sämmtliche Elemente des Epithels mit dem Riechnerven in Verbindung treten. In einer noch späteren Arbeit folgert Exner[2]) aus der Entwicklungsgeschichte der Batrachier, dass die Riechzelle nur ein jüngeres Stadium der sich entfaltenden Epithelialzelle vorstelle, dass sie in einem gewissen Stadium ihrer Entwicklung längere Zeit verweile und deshalb bei erwachsenen Thieren in verhältnissmässig geringer Anzahl zu finden sei. Exner (l. c.[1]) hat den Uebergang der Nerven in Epithelial-, beziehungsweise in Riechzellen ausser am Frosche noch beim Vogel, Säugethiere und Menschen beobachtet. Die Zweige des Geruchsnerven lösen sich,

[1]) S. Exner, Weitere Studien über die Structur der Riechschleimhaut bei Wirbelthieren. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. Bd. LXV, 3. Abth., Jänner 1872.

[2]) S. Exner, Fortgesetzte Studien über die Endigungsweise des Geruchsnerven. Sitzungsber. der k. Akad. der Wiss. Bd. LXXVI, 3—5, 1878.

an der oberen Grenze des Bindegewebslagers angelangt, in ein breitbalkiges Maschenwerk auf, in dessen Lücken Kerne liegen. Aus diesem Maschenwerk, welches für sich allein eine subepitheliale Schicht bildet, gehen, auf keine Weise von demselben abgegrenzt, als Ausläufer desselben die centralen Fortsätze der Epithelialzellen hervor, und ebenso sieht man die centralen Fortsätze der Riechzellen, als feine Fäserchen in dieses Balkenwerk eingepflanzt, enden.

Wie schon früher erwähnt, gaben die Arbeiten Exner's den Anlass, dass eine Reihe von Forschern sich neuerdings eifrigen Studien über den Bau der Riechschleimhaut bei verschiedenen Thieren hingab, um sich auf Grund derselben entweder den bisher giltigen Ansichten M. Schultze's oder jenen Exner's in den zwei strittigen Hauptpunkten, betreffend die Form der Zellen und die Art der Nervenendigung, anzuschliessen.

Was die erste Frage betrifft, welcher die Annahme von zwei untereinander gänzlich verschiedenen Zellenformen zu Grunde liegt, so unterscheiden mit M. Schultze's nur Riech- und Epithelialzellen: Paschutin[1]) (Frosch), Martin[2]) (Salamander, Frosch, Hund), Langerhans[3]) (Petromyzon u. Ammocoetes), v. Brunn[4]) (Hund, Katze, Kaninchen, Schaf, Kalb, Frosch, Salamander), Cisoff[5]) (Frosch), Colasanti[6]) (Frosch), Pereyaslawzeff[7])

---

[1]) V. Paschutin, Ueber den Bau der Schleimhaut der Regio olfactoria des Frosches. Leipziger physiol. Arbeiten. 1873.

[2]) H. Newell Martin, Ueber die Structur der Riechschleimhaut. Journ. of Anat. and Physiol. VIII, 1873.

[3]) Langerhans, Untersuchungen über Petromyzon Planeri. Bericht d. naturf. Gesellsch. zu Freiburg im Br. VI, 1873.

[4]) v. Brunn, Die Membrana limitans olfactoria. Centralbl. f. d. med. Wiss. 1874. — Derselbe, Untersuchungen über das Riechepithel. Arch. f. mikroskop. Anat. XI, 3, 1875.

[5]) Cisoff, Zur Kenntniss d. Reg. olfactor. Med. Centralbl. XII, 44, 1874.

[6]) Colasanti, Untersuchungen über die Durchschneidung des N. olfac. bei Fröschen. Arch. f. Anat., Physiol. und wiss. Med. 1875.

[7]) Sophie Pereyaslawzeff, Vorläufige Mittheilungen über die Nase der Fische. Diss. Zürich 1876. — Dieselbe, Ueber d. Structur und die Form des Geruchsorganes bei den Fischen. Arbeiten aus d. St. Petersb. Gesellsch. d. Naturf. IX, 1878.

(Fische), Sidky[1]) (Schaf, Schwein, Hund, Triton), Löwe[2]) (Kaninchen), Felisch[3]) (Pferd), Retzius[4]) (Cyclostomen), Krause[5]) (Schaf).

Das normale Vorkommen von Uebergangsformen neben Riech- und Epithelialzellen bestätigen mit Exner (l. c. S. 82) bisher noch Grimm[6]) (Störe), Lustig[7]) (Kaninchen) und Pereyaslawzeff (Fische) (l. c. S. 84), Letztere jedoch nur bei Scorpaena. Zu erwähnen wäre noch, dass bei Petromyzon Langerhans (l. c. S. 84) beide Zellenformen, Foettinger[8]) nur Epithelialzellen vertreten sah und Exner (l. c. S. 83[2]) die typischen Zellenformen M. Schultze's nicht ohne weiteres, wohl aber bei der Kaulquappe reichlich Uebergangsformen vorfand, welche den Riechzellen sehr nahe standen.

Das Vorkommen eines subepithelialen nervösen Netzes, wie es Exner beschrieb, bestätigt Paschutin (l. c. S. 84), und findet auch Pereyslawzeff (l. c. S. 84), jedoch nur bei wenigen Fischen, Andeutungen eines solchen im Sinne Exner's, wogegen Löwe[2]), Cisoff[9]), Colasanti (l. c. S. 84), v. Brunn (l. c. S. 84) und Retzius[4]) mit M. Schultze demselben einen nervösen Charakter gänzlich absprechen und es einfach als bindegewebiges Netz erklären, in welchem die Fasern des Olfactorius nie mit Zellen in Verbindung treten, sondern durch dasselbe hindurch direct in die Epithelialschicht eindringen.

---

[1]) Mahmoud Sidky, Recherches anat. microsc. sur la muqueuse olfactive. 1877.

[2]) Löwe, Beiträge zur Anatomie der Nase und Mundhöhle. Berlin 1878.

[3]) Felisch, Beitrag zur Histol. der Schleimh. in den Lufthöhlen des Pferdekopfes. Diss. 1878.

[4]) Retzius, Das Riechepithel der Cyclostomen. Arch. f. Anat. u. Phys. 1880.

[5]) Ernst Krause, Die Regio olfactoria des Schafes. Diss. Rostock 1881.

[6]) Grimm, Ueber das Geruchsorgan der Störe. Göttinger Nachrichten. 1872. Derselbe, Ueber die Nervenendigung im Geruchsorgane der Störe. Arbeiten der St. Petersburger Gesellschaft d. Naturf. 1873.

[7]) Lustig, Die Degeneration des Epithels der Riechschleimh. des Kaninchens nach Zerstörung der Riechlappen. Sitzungsb. d. k. Akad. d. Wiss. Wien 1884.

[8]) Foettinger, Rech. sur la structure de l'épiderme des Cyclost. et quelques mots sur les cellules olfactives. Bull. de l'acad. de Belg. 1876.

[9]) Cisoff, Beitrag zur Frage nach der Endigungsweise der Geruchsnerven beim Frosch. Kasan 1879.

In der Entscheidung endlich der Frage, ob nur die Riech- oder auch die Epithelialzellen mit den Endfasern des Olfactorius in Verbindung treten, können natürlich nur die Angaben jener Forscher in Betracht kommen, welche bei der Schwierigkeit der Präparationsmethode und der Seltenheit, Nervenfasern in Verbindung mit Zellen zu Gesichte zu bekommen, solches direct beobachtet haben wollen. Den Zusammenhang von Olfactoriusfasern mit Riechzellen constatirten durch directe Beobachtung Grimm (l. c. S. 85) und Cisoff (l. c. S. 85), wogegen Exner den unmittelbaren Zusammenhang mit beiden Zellenformen und Rémy [1]) einen solchen nur zwischen Epithelialzellen und Olfactoriusfasern fand.

Wir ersehen aus dieser kurzgefassten Uebersicht der wichtigsten Literatur über die Riechschleimhaut, dass die Ansichten der einzelnen Forscher, sowohl was den histologischen Bau als auch die physiologische Bedeutung der Elemente derselben betrifft, noch weit auseinandergehen und eine Einigung weder in dem einen, noch anderen Sinne bisher erzielt werden konnte. Es sei hier erwähnt, dass v. Vintschgau [2]) anlässlich der verschiedenen Resultate der Forschungen betont, dass die Ergebnisse der anatomischen Untersuchung an Fischen und Amphibien sich nicht ohne weiteres auf die Vögel und Säugethiere übertragen lassen, und es sei nicht unwahrscheinlich, dass die Endorgane des Olfactorius etwas verschieden sich gestalten, je nachdem die Thiere in Wasser oder in Luft, oder in beiden leben.

Endlich wollen wir noch die Ergebnisse von physiologischen Versuchen anführen, welche zu dem Zwecke angestellt wurden, auf experimentellem Wege die functionell verschiedene Thätigkeit beider in Rede stehenden Zellenformen zu ergründen, und welche darin bestanden, dass die Continuität der Riechschleimhaut mit dem Centralorgane durch Zerstörung, beziehungsweise Durchschneidung der Bulbi oder Tracti olfactorii unterbrochen und nun das Verhalten beider Zellformen in gewissen Zeitabschnitten

---

[1]) Ch. Rémy, Die Schleimhaut der Nasenhöhle. Paris 1879.

[2]) v. Vintschgau, Physiologie des Geruchssinnes (Hermann's Handbuch der Physiologie. III. Bd., 2. Theil).

geprüft wurde. Während Colasanti (l. c. S. 84) auch nach drei Monaten noch keine Veränderungen an den Riechzellen constatiren konnte, Dircknick-Holmfeld[1]) die Riechzellen nach zwei, die Epithelialzellen aber erst nach drei bis vier Monaten fettig degeneriren sah, fanden Hoffmann[2]), Exner (l. c. S. 83) und Lustig (l. c. S. 85), dass nach einer gewissen Zeit beide Zellenformen gleichzeitig einer fettigen Degeneration anheimfallen und sich in einfaches Cylinderepithel umwandeln, woraus geschlossen werden muss, dass beiderlei Zellen in gleicher Weise an der Function des Riechens betheiligt sind.

Erinnern wir uns jedoch der dem Praktiker geläufigen Thatsache, nach welcher schon bei verhältnissmässig geringen Affectionen der Nasenschleimhaut die Geruchsempfindung für längere oder kürzere Dauer in hohem Grade beeinträchtigt oder gar sistirt wird, so ist aus dieser schon allein genügend der Anhaltspunkt geboten, dass zur Ergründung der Riechfunction nicht der centrale Antheil oder dessen Verbindung mit dem peripheren Theile allein zu erforschen ist, sondern dass vorzüglich der letztere, soweit als möglich, die Beachtung und Aufmerksamkeit auf sich lenken soll.

Von diesem Ideengange geleitet, stellte ich mir die Aufgabe, Einiges über das Verhalten der Epithelial- und Riechzellen des Frosches zu studiren, wenn wir dieselben unter verschiedene Bedingungen stellen und Einflüssen aussetzen, sowohl am noch lebenden Thiere, als auch an der noch im Zusammenhange mit dem Olfactorius frisch herauspräparirten Schleimhaut.

Die Ergebnisse beider Arten von Versuchen (am überwinterten Frosche) stimmten im Allgemeinen so ziemlich überein, sie mochten in der verschiedensten Weise mit denselben Reagentien behandelt worden sein.

Nimmt man eine frische Riechschleimhaut vom Frosche und zerzupft dieselbe in Humor aqueus oder in einer indifferenten Flüssigkeit (1% Kochsalzlösung), so wird man nur in seltenen Fällen gut isolirte Riech- oder Epithelialzellen zur Ansicht bekommen.

---

[1]) Dircknick-Holmfeld, Experim. Untersuchungen über den Bau der Regio olfactoria. Nord. med. ark. XV, 1, 1883.

[2]) Hoffmann, Diss. inaug. Amsterdam 1866.

Die Zellen stehen meist zu zusammenhängenden Schichten vereinigt da, ihre Kittsubstanz zeigt eine verhältnissmässig grosse Widerstandsfähigkeit; am Zellensaume findet man an einzelnen Stellen kleine Flimmerhärchen, meist aber fehlen diese vollständig. Dagegen beobachtet man an dem freien Rande der untereinander zusammenhängenden Elemente nach kurzer Zeit das Auftreten einer feinkörnigen Masse, bestehend aus Körnchen verschiedener Grösse und, wie wir bald sehen werden, auch verschiedener Art. Dieselbe Beobachtung machen wir, wenn die Riechschleimhaut sammt dem Olfactorius herauspräparirt wird und damit die Zellen so gut als möglich in situ erhalten bleiben, rasch Durchschnitte mit dem Gefriermikrotome gemacht und diese in einer 1% Kochsalzlösung untersucht werden.

Wie an der frischen Schleimhaut, sehen wir auch hier unter dem Auge (während der Beobachtung) auf der Oberfläche des Epithels die erwähnte körnige Masse auftreten.

Unter diesen Körnchen unterscheiden wir welche, die grösser sind und bei einer genügend starken Vergrösserung (Oelimmersion, Reichert, $^1/_{20}$) eine deutlich figuralische, theils rundliche, theils polygonale Form erkennen lassen; andere präsentiren sich in Form von kleinen Punkten, ähnlich den punktförmigen Massen, wie wir sie im Protoplasma vorfinden. Ueberdies finden sich noch grössere, rundlich kugelförmige Gebilde, den ersten beiden Formen beigemengt, vor. Da in Gefrierpräparaten möglichst feine Durchschnitte vorliegen, welche eine klare Uebersicht der einzelnen Bestandtheile der Schleimhaut ermöglichen, so ist hiermit zugleich ein Mittel geboten, Einiges über die Provenienz der Körnchen zu erfahren. In solchen Durchschnitten findet man die Epithelschicht häufig durchbrochen von den Ausführungsgängen der Bowman'schen Drüsen, welche von Enchymzellen mit verhältnissmässig grossen Körnchen ausgefüllt sind. Häufig sind letztere in solcher Anzahl vorhanden, dass sie den Ausführungsgang nicht nur vollständig ausfüllen, sondern sich aus demselben hervordrängen und auf der freien Oberfläche der Schleimhaut jenen Theil der [redacted]en Masse bilden helfen, den wir als aus grösseren [redacted]nd beschrieben haben.

An frischen, mit Humor aqueus oder 1% Kochsalzlösung behandelten Zupfpräparaten findet man selten vollkommen ausgebildete Formen von Riechzellen, wie sie in den Abbildungen sowohl der Lehrbücher als auch der Specialarbeiten vorkommen, sondern man erhält kurz nach der vorgenommenen Präparation entweder Zellen, welche der Epithelialzellenform annähernd entsprechen oder aber Zellen, deren periphere Fortsätze mehr weniger cylindrisch gestaltet, respective konisch zugespitzt sind. Auch die centralen Fortsätze erscheinen bei der Behandlung mit Humor aqueus oder 1% Kochsalzlösung viel breiter als bei der Anwendung anderer Reagentien. Man beobachtet nun da nicht selten direct — und dasselbe lässt sich auch an Gefrierpräparaten constatiren — dass das Protoplasma der Zelle an seinem basalen Ende Körnchen ausstösst, welche mit den von den Schleimdrüsen herrührenden Körnchen sich leicht vermengen. Darin, dass ein Theil des Zellinhaltes eliminirt werden kann, scheint ein Moment gegeben, durch welches die Uebergangsformen, wie man sie bei Anwendung indifferenter Flüssigkeiten in gelungenen Zupfpräparaten vorfindet, zu Stande kommen. Es scheint also die Zelle — Epithelialzelle der Riechschleimhaut — die Fähigkeit zu besitzen, neben einer Gestaltveränderung ihres Zellenleibes bis zu einem gewissen Grade auch Rudimente ihres Protoplasma in der Form von Körnchen an die Schleimhautoberfläche zu eliminiren.

In dieser Uebergangsform zwischen Riech- und Epithelialzelle erblicken wir demnach solche Veränderungen leichteren Grades der Epithelialzelle der Riechschleimhaut, wie sie constant und in nicht unbeträchtlicher Zahl an den meisten Präparaten zu Gesichte kommen.

Macht man dagegen an Zupfpräparaten oder an mittelst des Gefriermikrotomes frisch erhaltenen Schnitten den Versuch in der Weise, dass man in einer feuchten Kammer in eine in der Tiefe befindliche Furche einen Tropfen 1% Ueberosmiumsäure bringt und die Einwirkung dieses Reagens auf das Zupfpräparat beobachtet, so erhält man eine Reihe von Erscheinungen, welche den bisher geschilderten an die Seite gestellt werden können. Sowohl an isolirten Epithelialzellen, als auch an zusammenhängenden Epithelschichten beobachtet man schon nach kurzer Zeit der Ein-

wirkung der Osmiumsäuredämpfe, wie am freien Rande der Zellen eine feinkörnige Masse bald in grösserer, bald in kleinerer Menge auftritt, und man kann sich während der Beobachtung ebenso überzeugen, dass ein Theil dieser Masse aus dem Zellenleibe selbst austritt. Wiederholte und bis auf mehrere Stunden ausgedehnte Versuche gaben stets dasselbe Resultat. Nach längerer Einwirkung der Ueberosmiumsäure werden zwischen den Zellen, welche die ausgesprochene Form der Epithelialzellen besitzen, andere sichtbar, welche ihrer Form nach den Riechzellen näher stehen. Es ist somit durch die Einwirkung dieses Reagens möglich geworden, an zusammenhängenden Epithelien der Riechschleimhaut zweierlei Zellformen zu unterscheiden, wie sie in demselben Präparate zu Anfang des Versuches, wo die Ueberosmiumsäuredämpfe nur erst kurze Zeit eingewirkt hatten, nicht oder nur sehr undeutlich ausgesprochen waren.

Diese Ergebnisse, als auch die frühere, unter Anwendung von indifferenten Flüssigkeiten, gemachte Beobachtung drängten mir die Frage auf, ob es nicht möglich wäre, dass die in überwiegender Anzahl vorhandenen Epithelialzellen in Folge der Einwirkung verschiedener Reagentien Veränderungen ihrer Form eingehen, welche in letzter Reihe zur Bildung von Riechzellenform führen könnten. Ich muss ausdrücklich bemerken, dass es dabei nicht ausgeschlossen bleibt, dass in der Schleimhaut der Regio olfactoria beide Zellenformen auch normaler Weise, die Riechzellen allerdings in verhältnissmässig geringerer Anzahl, vorkommen können. So viel lässt sich aber aus meinen Beobachtungen constatiren, dass eine Möglichkeit vorhanden scheint, die Riechzellen ihrer Provenienz nach als Abkömmlinge aus Epithelialzellen aufzufassen.

Aus dem Umstande, dass an frischen Präparaten feinkörnige Massen austreten und dasselbe auch bei Behandlung der Gefrierpräparate mit Ueberosmiumsäure beobachtet wird, musste ich nothwendiger Weise den Schluss ziehen, dass die Riechzellen theilweise als umgewandelte Epithelialzellen anzusehen sind; ich suchte nun nach weiteren Beweisen für diese Auffassung, welche im Folgenden auseinandergesetzt werden sollen.

Behandelt man die frisch herauspräparirte Riechschleimhaut mit 1% Ueberosmiumsäure, so werden nach Ablauf einer gewissen kurzen Zeit der Einwirkung des angewandten Reagens die beiden typischen Elemente der Schleimhaut, Riech- und Epithelialzelle, deutlich ausgebildet an Zupfpräparaten zum Vorschein kommen. Ausser den beiden typischen Formen gelangt aber noch eine Reihe von Uebergangsformen zur Beobachtung; dieselben lassen sich, kurz gefasst, in folgenden Bildern zusammenstellen:

Die den Epithelialzellen am nächsten stehende Form kennzeichnet sich dadurch, dass deren peripherer Fortsatz entsprechend dem zweiten Drittel zwischen Kern und Saum eine seichte Einziehung aufweist, jenseits welcher im ersten Drittel am Rande der Zelle eine körnige Masse liegt, die gegenüber dem übrigen Inhalte durch ihren geringen Brechungsindex auffällt, jedoch nicht vollständig von demselben abgehoben und getrennt erscheint. Schon in den Abbildungen an Exner's Tafeln ist eine solche Trübung in den Epithelialzellen angedeutet. Diese Form von Zellen fehlt selten an einem Ueberosmiumsäurepräparate, und es imponirt die feinkörnige Masse, wenn sie theilweise strenger begrenzt ist, nicht selten als ein vom Protoplasma differenzirtes, einem Kerne nicht unähnliches Gebilde. Mit einem solchen hat sie jedoch nichts Gemeinsames; es gehen ihr vor Allem die charakteristischen Eigenschaften des Kernes vollständig ab; andererseits besitzt sie nicht nach allen Richtungen die den Kernen entsprechende Abgrenzung und Lage in der Zelle; schliesslich, was die Hauptsache ist, der eigentliche Kern der Zelle mit all seinen charakteristischen Eigenthümlichkeiten, zuweilen auch den mitotischen Formen ist an der bezüglichen Stelle der Zelle vorhanden. Es sind demnach als die erste Form von Zwischengliedern jene Zellen hervorzuheben, welche im zweiten Drittheile zwischen Kern und Zellsaum eine seichte Einschnürung und jenseits derselben eine feinkörnige Masse erkennen lassen.

Bereitet man von einer frischen Riechschleimhaut mittelst des Gefriermicrotoms Durchschnitte, welche mit Ueberosmiumsäure behandelt und dann zerzupft werden, so präsentiren sich häufig die Zwischenglieder zwischen Epithelial- und Riechzellen auch in der Form, dass die feinkörnige Masse zum guten Theile aus-

gestossen erscheint. Man sieht alsdann entsprechend der Menge der aus dem Zellenleibe ausgetretenen Masse eine gegen den Zellsaum offene, concav oder winkelig geformte Vertiefung, beziehungsweise eine Aushöhlung in derselben, welche allenfalls noch kleine Reste von körnigem Protoplasma beherbergen kann. Nicht selten sind diese Zellen in jenem Zustande anzutreffen, wo die körnige Masse theilweise noch innerhalb der Zelle liegt, zum Theil jedoch schon über den freien Rand aus derselben hervorquillt. Es geht daraus hervor, dass die Zelle, wie wir sie als Epithelialzelle der Riechschleimhaut kennen, auch bei dieser Behandlung einen Theil ihres Inhaltes auszustossen vermag, wodurch ihr die Möglichkeit geboten wird, nach und nach in die Form der Riechzelle zu übergehen.

Legt man eine Riechschleimhaut für kurze Zeit in eine 3% Salpetersäure, so ist anzunehmen, dass eine plötzliche Gerinnung aller Eiweisskörper der Zellen vor sich geht. Fertigt man lege artis von einer solchen Schleimhaut eine Serie dünner Schnitte an, und werden dieselben durch Hämatoxylin schwach gefärbt, so findet man die Färbung am meisten ausgesprochen im Kerne, das Protoplasma der Zelle bleibt dagegen ungefärbt bis auf jenen Theil in der Nähe des freien Randes der Zelle, welcher feinkörnig ist und eine stärkere Aufnahme des Farbstoffes gestattet. Unterhalb der körnigen Masse zeigt sich keine Einschnürung, auch fällt in Folge der raschen Wirkung der 3% Salpetersäure die ganze Masse nicht aus und es bleibt die Epithelialzelle in ihrer natürlichen Form erhalten.

Es scheint demnach der Vorgang bei dem Uebergange der Epithelialzelle zu der Riechzellenform, wie an dem zweiten Zwischengliede zu sehen war, wesentlich darin zu bestehen, dass die feinkörnige Masse durch die Einwirkung der Ueberosmiumsäure nach und nach ausgestossen wird, was bei der Einwirkung der Salpetersäure weniger der Fall ist.

Ist nun ein Theil des Protoplasma aus der Epithelialzelle ausgetreten, so wird der über dem Kerne gelegene periphere Theil der Zelle in seinem Querdurchmesser schmäler, jedoch ohne dass die Zelle etwas an ihrer Länge einbüsst. Es resultirt somit eine Zelle, welche eine weitere Uebergangsform zur Riechzelle darstellt und

sich der zweitbeschriebenen eng anschliesst. Aehnliche Uebergangsformen kann man auch in frischen Präparaten bei Behandlung mit indifferenten Flüssigkeiten erhalten, nur zeigen sie nicht an allen Stellen die lange Stäbchenform, sondern sie sind gegen das freie Ende meist konisch zugespitzt. Wir sehen uns also zu der Annahme berechtigt, dass auch in der frischen Schleimhaut der Regio olfactoria des Frosches neben Epithelialzellen schon Uebergangsformen in ziemlich beträchtlicher Anzahl vorkommen, während eigentliche Riechzellen nur äusserst selten anzutreffen sind. Wie aus den angeführten Versuchen mit Ueberosmiumsäure hervorgeht, ist das Auftreten exquisiter Formen von Riechzellen an die dauernde Einwirkung einiger Reagentien und Härtungsmittel gebunden, von denen jedoch die 3% Salpetersäure den allergeringsten Einfluss auf die Umwandlung der Zellen auszuüben im Stande ist, indem sie die Zellen rasch in jedem Formenzustande zur Erstarrung bringt, in welchem sie sich soeben befanden.

Da also die Umwandlung von Epithelial- in Riechzellen die Folge einer intensiveren Einwirkung verschiedener Agentien auf die Riechschleimhaut ist, so kann nach meinem Dafürhalten während des Riechactes das Auftreten von Riechzellen normaler Weise nicht statthaben; hier kommt es in der Umwandlung der Zellen wahrscheinlich kaum weiter als höchstens zur Bildung von Uebergangsformen. Käme es je einmal zur Bildung von Riechzellen, dann müsste man sich die Thätigkeit der Zelle, wie sie sich wahrscheinlich beim Riechacte manifestirt, als überschritten denken.

Bereitet man von einem Gefrierpräparate der frischen Riechschleimhaut Schnitte und behandelt dieselben abwechselnd mit Humor aqueus oder 1% Kochsalzlösung, 3% Salpetersäure und 1% Ueberosmiumsäure, so zeigen sich manche Verschiedenheiten sowohl mit Rücksicht auf die Zahl der auftretenden Riechzellen als auch der Uebergangsformen, je nach dem Reagens, welches in Anwendung gebracht wurde. In den Ueberosmiumsäurepräparaten prävalirt der Typus der Riechzelle nebst den verschiedenen Uebergangsformen. In den Salpetersäurepräparaten kommen ausgesprochene Riechzellen viel seltener, wohl aber deutliche Epithelialzellformen zur Beobachtung. An den mit 1% Kochsalzlösung oder mit Humor aqueus behandelten Präparaten endlich treten theilweise

Epithelialzellen, theilweise kolbenartige oder mehr weniger konisch zugespitzte Zellenformen auf.

Wir sehen also, dass sich auch hier, wo die Schnittebenen der einzelnen Präparate aneinanderliegen, der Einfluss des jeweilig angewandten Reagens in der Weise geltend macht, dass sich die Zellen je nach dem Reagens in verschiedenen Formen präsentiren. Es fällt somit der Einwand, welcher den Zupfpräparaten gegenüber erhoben werden könnte, dass sie Zellen aus verschiedenen Regionen der Nasenschleimhaut nebeneinander zur Ansicht bringen, gänzlich weg.

Nach den Ergebnissen unserer Versuche müssen wir demnach die Epithelialzelle als den ursprünglichen und wesentlichen Formbestandtheil der auskleidenden Elemente der Riechschleimhaut und die Riechzelle als eine Provenienz aus dieser betrachten. Hierfür sprechen auch die Erscheinungen am Embryo in den frühesten Stadien, wo die Zellen ursprünglich keine weitere Differenzirung erkennen lassen, als dass sie höher sind und in der ganzen Masse verdickt erscheinen gegenüber den übrigen Elementen des Ectoderms, mit denen sie eine gemeinschaftliche Ursprungsstätte in der Keimanlage besitzen. Es ist im Allgemeinen an den Ectodermzellen dort, wo sie zur Ausbildung der peripheren Endorgane der Sinneswerkzeuge dienen, wahrzunehmen, dass ihre Zellmasse verdickt wird und ihr Längsdurchmesser zunimmt. So sehen wir beispielsweise an den Elementen, welche aus der Wandung des centralen Nervensystems nach der Peripherie hinausgelangen, um die lichtempfindende Platte, die Retina und das Stratum pigmentosum choroideae zu bilden, dass die der Retina angehörenden Elemente in ihrer ganzen Zellenmasse verdickt und in die Länge gezogen sind, während die das Stratum pigmentosum bildenden und demselben Substrate entstammenden Elemente keine ähnliche Form erkennen lassen, sondern cubisch erscheinen und später mehr weniger flach werden.

Bei der Aenderung der Labyrinthblase, welche aus dem peripheren Theile des Ectoderms stammt, wird gleichfalls jener Theil, welcher zur Anlage des Cortischen Organs dient, höher und in seiner Masse verdickt, während die übrige, den Ductus coch-

learis auskleidende Zellenmasse nur als eine niedrige cubische Zellenlage auftritt.

Zur Zeit, wo die Differenzirung der Elemente in diesen Sinnesorganen eingeleitet und durchgeführt wird, tritt auch in dem Gebiete der Regio olfactoria eine Längenzunahme des Protoplasmas der Epithelzellen auf, während die Zellen in dem unteren Abschnitte der Nase, welchen wir als Regio respiratoria bezeichnen, bedeutend niedriger erscheinen.

Nun wäre es offenbar wünschenswerth, bestimmen zu können, in welchem Entwicklungsstadium die Functionsthätigkeit der Riechschleimhaut eintritt. Nach den Versuchen, welche W. Preyer[1]) angestellt hat, tritt die Sensibilität des Embryo regelmässig später auf als die Motilität, speciell die Geruchsempfindung beim Säugethier erst nach der Geburt, beim Vogel sogleich nach dem Ausschlüpfen. Andere Sinneswahrnehmungen sind schon vor der Geburt ausgebildet.

Werden bezüglich des Geruchsorganes die Ergebnisse der anatomischen Untersuchung zu Rathe gezogen, so findet man in der zweiten Hälfte des Entwicklungslebens (beim Kaninchen), dass im Gebiete der Regio olfactoria die hohen Cylinderzellen durch die Einwirkung erhärtender Reagentien gleichfalls eine Veränderung erfahren und wir Uebergangsformen zu den Riechzellen vorfinden. Besteht die Thätigkeit der Elemente der Schleimhaut beim Riechen darin, dass die Zellen eine theilweise Umwandlung ihrer Form durchmachen, wie sie als Ergebnisse chemischer Reize bei der Anwendung härtender Reagentien auftritt, dann sind wir anzunehmen berechtigt, dass die Befähigung zur Geruchsempfindung bei dem Embryo schon längere Zeit vor der Geburt vorhanden ist. Dessen ungeachtet können wir aber mit Preyer darin übereinstimmen, dass die Geruchsempfindungen beim Säugethiere erst nach der Geburt ausgelöst werden, da ja die physiologischen Bedingungen des Zustandekommens einer Geruchswahrnehmung, wie das Durchstreifen der mit Riechstoffen geschwängerten Luft, erst nach der Geburt platzgreifen.

---

[1]) W. Preyer, Specielle Pathologie des Embryo. Leipzig 1885.

In der citirten Abhandlung Exner's (l. c. S. 35) führt derselbe an, dass bei den Kaulquappen die Uebergangsformen, welche den Riechzellen sehr nahe stehen, vorherrschen, und zieht daraus den Schluss, dass die Epithelialzellen Abkömmlinge der Riechzellen seien und nur einem jüngeren Stadium der Epithelauskleidung der Regio olfactoria entsprechen. Es wird wohl auch hier in ähnlicher Weise wie bei den Kaninchenembryonen die Riechschleimhaut der Kaulquappe sehr leicht veränderliche Epithelialzellen besitzen.

Dass in der That die Auffassung, nur eine Art von Zellen an der Riechschleimhaut anzuerkennen, am Platze ist, beweist das Resultat der Untersuchungen Foettinger's (l. c. S. 37), nach welchem die Riechschleimhaut von Petromyzon fluviatilis und Planeri nur eine Art von Zellen, nämlich Epithelialzellen, besitzt, während Exner bei diesen Thieren, nicht ohne weiters ausgesprochene Riech- noch Epithelialzellen, dafür aber so viel Uebergangsformen vorfand, dass die eigentlichen Riechzellen daneben ganz verschwanden.

Ich habe meine Versuche nicht abschliessen wollen, ohne Rücksicht zu nehmen auf etwaige Veränderungen des Riechepithels, welche dasselbe in Folge der Anwendung verschiedener, besonders marcanter Riechstoffe erleidet. Ich wähle dazu einige aus den von Vintschgau (l. c. S. 38) angeführten Reihen Fröhlich's.

Das Ergebniss war zumeist ein negatives, insoferne es sich mit Hilfe der Anwendung obiger Reagentien auf das Auftreten von Riechzellen und Uebergangsformen zurückführen lässt. Die Versuche geschahen in der Weise, dass entweder die frisch herausgeschnittene Riechschleimhaut des Frosches oder, was mir zweckmässiger schien, das lebende Thier unter einer Glasglocke dem Einflusse der einzelnen Riechstoffe ausgesetzt wurde.

Die Anwendung von Ammoniak oder Nelkenöl führte immer schon binnen kürzester Zeit (frühestens in 5 Minuten) zum Tode des Thieres.

Bei keinem der angewandten Riechstoffe fand man bei der Untersuchung der Schleimhaut auffällige Differenzen in der Form der Zellen gegenüber jenen, wie sie ohne Anwendung von Riechstoffen auftreten. Es wurden an den Präparaten zumeist Uebergangsformen neben Riech- und Epithelialzellen vorgefunden, ohne

dass die Riechzellen an Zahl prävalirt hätten. Nur bei der Anwendung von Nelkenöl schienen constant die Uebergangsformen und die Riechzellen in jenen Fällen vorzuherrschen, wo das Thier unter der Glasglocke so lange dem Einflusse des Riechmittels ausgesetzt blieb, bis es starb.

Bei der Anwendung von Ammoniak bis zum Eintritte des Todes und in ähnlicher Weise bei jener von Moschus (wo das Thier am Leben blieb), traten überhaupt keine ausgesprochenen Zellformen zu Tage, ihr Protoplasma schien mehr weniger verflüssigt.

Wenn ich die Schleimhaut härtete und Durchschnitte derselben mit Hämatoxylin tingirte, so erschienen die Kerne gefärbt, bedeutend länger und das Protoplasma im Verhältniss zu den normalen Formen unregelmässig begrenzt, mehr weniger verdünnt.

Demnach scheinen Riechstoffe im Allgemeinen keine besonders auffallenden Veränderungen an der Form der Zellen hervorzubringen und normaler Weise zur Bildung von Riechzellen nicht zu führen. Die Zelle der Riechschleimhaut als peripheres Endorgan kann wohl bei der Aufnahme von Riechstoffen geringe Veränderungen in der Anordnung ihres Protoplasma erleiden; wahrscheinlich führen dieselben jedoch nicht weiter, als dass ein Theil des Zellleibes in Form von kleinen Körnchen die Zelle verlässt. Diese Action dürfte allein schon genügen, um bei der Geruchsempfindung mitzuwirken. Für eine solche Annahme spricht die Beobachtung, dass in der That unter verschiedenen Umständen Bestandtheile des Protoplasmas aus der Epithelialzelle der Riechschleimhaut austreten. Ich würde hier hauptsächlich jenem Theile der Epithelialzelle eine grössere Rolle vindiciren, den wir als feinkörnige Masse, etwas verschieden von dem übrigen Zellleibe, nahe dem freien Rande der Zelle gesehen haben. Umwandlungen einer Epithelial- in eine Riechzelle scheinen ausschliesslich eine Folge der Anwendung chemischer Reagentien zu sein.

Fragen wir uns nun zum Schlusse, welche der beiden Lehren eine grössere Berechtigung zur allgemeinen Annahme hat, ob die von M. Schultze, dass die Riechzellen allein die geruchsempfindenden Elemente sind, oder die Exner's, dass beide Arten

von Zellen mit dem Nervensysteme im Zusammenhange stehen und der Geruchswahrnehmung dienen, so scheint uns die Ansicht Exner's gerechtfertigter, die Empfindung der Geruchsthätigkeit in sämmtliche periphere Endorgane zu verlegen, in deren Reihe wir die Riechzellen, als die Endformen, die Uebergangsformen als Zwischenglieder und die Epithelialzellen als die eigentlich frischesten Formelemente der Riechschleimhaut ansehen, welche letzteren jedoch im Verlaufe der Zeit wahrscheinlich Umwandlungen, wie wir sie oben beschrieben haben, anheimfallen.

V.

Ueber ringförmige Leisten in der Cutis des äusseren Gehörganges.

Von

Dr. Em. Kaufmann in Prag.

(Aus dem Laboratorium des Prof. Schenk in Wien.)

(Hierzu Tafel II.)

(Am 9. Mai 1886 von der Redaction der Wiener medic. Jahrb. übernommen.)

Während der in letzter Zeit von mir gepflogenen histologischen Studien über den Bau und die Entwicklung des Gehörorganes fiel mir speciell bei der Untersuchung des äusseren Ohres Einiges auf, was mit den bisher gangbaren und vorzugsweise in grösseren anatomischen Werken und Fachschriften enthaltenen Daten über den Bau des äusseren Gehörganges nicht vollständig im Einklange steht.

Nun ist es aber eine, wenn nicht gerade zu gewagte, dennoch wenig lohnende Aufgabe, erneuerte und genaue Untersuchungen über den histologischen Bau dieses Abschnittes des menschlichen Gehörorganes vorzunehmen, indem die Anordnung der einzelnen, geweblich differenten Gebilde desselben im Wesentlichen jener der allgemeinen Decke entspricht, und da ferner derselbe sowohl von hervorragenden Anatomen, wie nicht minder von allen jenen Fachmännern, welche sich mit der Anatomie des Ohres eingehend beschäftigten, in den Lehrbüchern der Ana-

tomie, respective der Ohrenheilkunde gebührend gewürdigt und fast durchwegs übereinstimmend geschildert wird. Diese Uebereinstimmung bezüglich des mikroskopischen Baues des äusseren Gehörganges bezieht sich sowohl auf die einzelnen histologischen und anatomischen Verhältnisse in dem Baue der Cutis und der Epithelialgebilde, als auch auf die in denselben enthaltenen Horngebilde, die bekanntlich theilweise in Drüsenform, theilweise in Form von Härchen in diesem Hauttheile zu finden sind.

Ich beabsichtige aber trotzdem von den Ergebnissen meiner Untersuchungen in vorliegender kurzer Arbeit einen Theil der gewonnenen Resultate mitzutheilen, allerdings mit der Verwahrung, dass diese Resultate zwar weniger geeignet sind, ein bisher bekanntes und allgemein giltiges anatomisches Factum umzustossen, wohl aber dasselbe in dieser oder jener Richtung richtigzustellen und dadurch zur Feststellung des anatomischen und histologischen Baues des menschlichen Gehörorganes etwas beizutragen.

Es soll diese Notiz vorzugsweise den tiefsten Theil des äusseren knöchernen Gehörganges, nämlich die Uebergangsstelle des heutigen Theiles auf das Trommelfell, oder genauer bezeichnet, die Uebergangsweise der Cutisgebilde auf das Trommelfell behandeln.

Was die hervorragendsten Autoren in ihren Werken über diesen in Rede stehenden Abschnitt bringen, möge hier anzuführen erlaubt sein.

So sagt Henle in seinem Handbuche der systematischen Anatomie des Menschen: „Den knöchernen Gehörgang überzieht eine 0·1 Mm. starke, aus vielfach durchflochtenen Bündeln bestehende Bindegewebshaut, deren oberflächliche Lage sich durch ihre Epidermis, durch feine Härchen und durch niedere Gefässpapillen, die der Achse des Ganges parallel in Reihen geordnet sind, als Fortsetzung der Cutis erweist, indess der tieferen Lage die Bedeutung eines Periost zukommt."

v. Luschka schildert die histologische Beschaffenheit der Cutis des innersten Abschnittes des äusseren Gehörganges folgendermassen: „Die blasse, glatte, ungemein feine Haut im Ende des äusseren Gehörganges enthält weder Drüsen noch Haare und zeigt unter einer deutlich geschichteten, auf das Trommelfell ohne

Unterbrechung übergehende Epidermis niedrige Gefässpapillen, welche vorwiegend in Längsreihen angeordnet sind."

H. Frey in seinem Handbuche der Histologie und Histochemie des Menschen: „Der Ueberzug des Trommelfelles, von der äusseren Haut her, zeigt eine sehr dünne Faserlage, welche Drüsen und Papillen verloren hat (letztere erhalten sich jedoch bis in ihre Nähe)."

S. Schenk in seinem Grundriss der normalen Histologie des Menschen: „Die Cutisgebilde (des Trommelfelles) zeigen nur am Rande des Trommelfelles schwache papillöse Andeutungen."

v. Tröltsch: „Die Cutis des knöchernen Gehörganges hat keine steifen Haare und keine Drüsen mehr. Dagegen besteht die Oberhaut immer noch aus geschichteten Platten; es erhalten sich ferner feinere Haare (lanugo) und in regelmässigen Leisten angeordnete Papillen bis in die unmittelbare Nähe des Trommelfelles.

Gruber: „Der innere Ueberzug des äusseren Gehörganges verräth übrigens seine Cutisbeschaffenheit auch in seinen histologischen Elementen. Er ist an seiner freien Fläche von mehrfach geschichteter Epidermis bedeckt und zeigt ausser dem in jeder Cutis vorkommenden Grundgewebe (Bindegewebe, elastisches Gewebe etc.) auch noch Wollhaare, welche im ganzen knorpeligen Abschnitte des Gehörganges, mitunter sogar auch noch im knöchernen Abschnitte, sammt den in inniger Beziehung zu denselben stehenden Talgdrüsen, ziemlich reichlich, ja mitunter sogar exorbitant vorhanden sind, ferner sehr schöne, besonders im knöchernen Theile in parallelen Reihen angeordnete Gefässpapillen."

Politzer: .... und zwar erstreckt sich nach v. Tröltsch die Drüsenschichte von der hinteren oberen Wand des knorpeligen Abschnittes in Form eines mehrere Millimeter langen dreieckigen Zwickels, dessen Spitze gegen das Trommelfell gerichtet ist. In den übrigen Theilen des knöchernen Gehörganges fehlen die Drüsenelemente und die mit seinem Periost verbundene zartere Cutis bildet eng aneinander stehende linienförmige Papillen (Gerlach), welche bei entzündlichen Affectionen

öfters hypertrophiren und die Grundlage oft mächtiger und derber Polypen bilden.

Fassen wir nun das, was über die Formation der Cutisgebilde des knöchernen Gehörganges in den citirten Lehrbüchern gesagt wurde, zusammen, so ersehen wir, dass in allen das Vorkommen niedriger, dicht neben einander in regelmässigen Reihen gruppirter Gefässpapillen constatirt wird, und zwar halten nach einigen Autoren diese Reihen eine mit der Längsachse des äusseren Gehörganges parallele Richtung ein.

Ob unter Umständen in der Cutisschichte des Trommelfells selbst Papillen vorkommen, dessen geschieht bei keinem der erwähnten Autoren eine Erwähnung.

Nur Urbantschitsch sagt, in seinem Lehrbuche Bezug darauf nehmend: „Der Cutisschichte des Trommelfelles ermangelt ein wesentliches Attribut des Cutisgewebes, nämlich die Papillen."

Die Ergebnisse meiner Untersuchungen stehen nur mit den Angaben der einzelnen Fachschriften und Lehrbücher theilweise im Widerspruche, und ich bin in der Lage, constatiren zu können, dass wir es in der Cutis des knöchernen Theiles des äusseren Gehörganges nicht mit Gefässpapillen, deren Anordnung eine der Längsachse des Gehörganges parallele sein soll, im wahren Sinne des Wortes zu thun haben, sondern dass jene niedrigen Erhabenheiten, welche von den Autoren auf ihren Durchschnittspräparaten als Papillen angesehen wurden, bei genauerer Untersuchung in ihrer Anlage während des Embryonallebens, beim Neugeborenen und auch beim erwachsenen Individuum, nicht minder auch bei Thieren (Katze), sich vielmehr einfach als Leisten markiren, welche auf den Durchschnittsbildern, wo der Schnitt durch den äusseren Gehörgang und das Trommelfell geführt wurde, eine Verwechslung mit Papillen erlitten haben. Nur ausnahmsweise werden, und zwar erst beim Neugeborenen (während die Papillen an den übrigen Stellen der Haut schon im siebenten Monate auftreten) auf einigen wenigen dieser Leisten aufsitzend, kleine, schwache Papillen als Ausstrahlungen der Cutis zwischen den tiefsten Schichten der Epidermis vorgefunden. Wie sich ferner das Vorkommen dieser Leisten nicht auf den ganzen knöchernen Gehörgang erstreckt, sondern im Gegentheile nur auf einen sehr kurzen Abschnitt des-

selben, auf die unmittelbare Nähe des Trommelfelles beschränkt ist, so ist auch ihre Verlaufsrichtung keineswegs eine mit der Längsachse des äusseren Gehörganges parallele, sondern eine auf dieser Achse mehr weniger senkrechte, d. h. sie verlaufen circulär und parallel mit dem Trommelfellrande. Endlich erstrecken sie sich nicht auf die ganze Circumferenz des äusseren Gehörganges, sondern man findet sie vorzugsweise am Boden desselben ausgebildet, ausnahmsweise können sie sich entlang dem Bindegewebsbande; welches sich von der oberen Wand des äusseren Gehörganges auf das Trommelfell begibt (Urbantschitsch), auf dieses selbst fortsetzen.

Die Begründung dieser Richtigstellung ist in Folgendem enthalten.

Legt man an gehörig vorbereiteten Präparaten des menschlichen Gehörorganes frontale, also mit der Längsachse des äusseren Gehörganges annähernd parallele Schnitte derart an, dass letzterer in Verbindung mit dem Trommelfelle getroffen wird, so sieht man bei der Untersuchung einer längeren Reihe von Serienschnitten die Grenze zwischen der tiefsten Zellenlage der Malpighi'schen Schichte und der oberflächlichsten Gebilde der Cutis von jener Stelle des äusseren Gehörganges ab, wo Ohrenschmalzdrüsen und Haare aufhören, eine kleine Strecke weit geradelinig, dann aber wiederum bis in die unmittelbare Nähe des Trommelfelles deutlich wellenförmig verlaufen, und zwar nehmen diese wellenförmigen Züge von Erhabenheiten in dem Verhältnisse, als sie sich dem Trommelfelle nähern, immerwährend an Höhe und an ihrer Basis an Breite zu. Sie treten sowohl am unteren als auch am oberen Rande des Trommelfelles auf, nur reichen sie an der oberen Wand weniger weit in den äusseren Gehörgang hinaus.

Ihre Stellung zur Oberfläche der Haut ist in der Regel eine verticale und nur in unmittelbarster Nähe des Trommelfelles eine zur äusseren Oberfläche schief gerichtete. Besonders an Schnitten, welche Schläfebeinen des Neugeborenen und des Kindesalters entnommen werden, erscheinen diese Erhabenheiten, wie Fig. 4 es veranschaulicht, von besonderer Regelmässigkeit und Schönheit. Desgleichen kann man sie an Horizontalschnitten deutlich,

jedoch nur an jenen, welche etwa der Mitte der Höhe des äusseren Gehörganges entsprechen, in geringer Anzahl treffen.

Dass diese Erhabenheiten in der Cutis nicht Papillen entsprechen, sondern Querschnitte von Leisten darstellen, erhellt daraus, dass in einer langen Reihe unmittelbar auf einander folgende Serienschnitte die Höhen- und Breitendurchmesser, wie auch die Anzahl derselben gleich bleiben, was offenbar nicht der Fall sein könnte, wenn die Erhabenheiten Durchschnitte von Papillen wären. Ebenso sicher ist es aus demselben Grunde, und mit Rücksicht darauf, dass die Schnitte frontal gelegt wurden, ferner dass diese Leisten nicht etwa in Reihen, die mit der Längsachse des äusseren Gehörganges parallel verlaufen, sondern in mit dem Trommelfellrande parallel laufenden circularen Reihen angeordnet sind, dass sie circular gerichtet sind, da man von Längsleisten an Frontalschnitten überhaupt keine oder aber nur sehr schief getroffene Durchschnitte erhalten könnte.

Der circuläre, mit dem Trommelfellrande parallele Verlauf in Rede stehender Leisten lässt sich aber noch auf eine zweite Art erweisen, indem man nämlich den häutigen Ueberzug des knöchernen äusseren Gehörgang bei mittelstarker Vergrösserung von der Fläche aus beschaut.

Ich ging zu diesem Zwecke in der Weise vor, dass ich das Trommelfell in Verbindung mit dem häutigen Theile sorgfältig von der knöchernen Unterlage abpräparirte und herausnahm, das Trommelfell in der Mitte und horizontal durchschnitt und die Schnittlinie in derselben Richtung in den äusseren Gehörgang fortsetzte. Es resultiren so eine obere und untere Hälfte. Beide wurden nur in eine mässig verdünnte Kalilauge gelegt und so lang (einige Minuten) darin gelassen, bis die Epithelialgebilde leicht abgehoben werden konnten. Hierauf wurden an der dem Lumen des äusseren Gehörganges zugewendeten Fläche die Reste der noch anhaftenden Epithelien mit einem weichen Pinsel weggefegt, so dass die Cutisgebilde, von der Fläche gesehen, frei und deutlich vorlagen. Beide Stücke wurden nun ausgewäschen und mit verdünnter Carminlösung sanft bestrichen. An einem solchen, nun nochmals ausgewaschenen und mit Glycerin transparent gemachten Präparate treten die Leisten, wie sie in Reihen, welche

mit dem Trommelfellrande mehr weniger parallel ziehen, den Gehörgang umkreisen, sehr deutlich auf. An solchen Flächenpräparaten kann man sich ferner überzeugen, dass die Leisten nicht die ganze Circumferenz des äusseren Gehörganges einnehmen, sondern vom Boden sich nur bis zu einer gewissen Höhe erheben, dabei zu beiden Seiten leicht convergiren, an der oberen Circumferenz aber wiederum, nur in geringerer Anzahl, vorhanden sind.

Zu denselben Resultaten gelangt man bei der Untersuchung des äusseren Ohres einiger Thiere. So stellt Fig. 4 der beigefügten Tafel einen etwas schief gerathenen Frontalschnitt durch den äusseren Gehörgang, das Trommelfell und das Mittelohr einer einen Tag alten Katze dar. *Mae* bezeichnet den innersten unteren Abschnitt des Lumens des äusseren Gehörganges, *C* die Auskleidung der Gehörgangswand, *Ct* die Trommelhöhle mit den von Urbantschitsch beschriebenen Schleimhautfalten und das zwischen beiden ausgespannte Septum *Mt* das Trommelfell. In den unter dem Epithel liegenden Cutisgebilden sind die Durchschnitte der Leisten *(R)* deutlich zu sehen. Die Epithellagen zwischen den oberflächlichsten platten Zellen der Epidermis und den tiefsten Zellenlagen der Rete Malpighi zeichnen sich durch ihren Reichthum an ausgebildeten Stachelzellen aus.

Da es mir nicht unwichtig schien, zu erfahren, wie sich die Leisten in den verschiedenen Stadien der Entwicklung bei menschlichen Embryonen verhalten, so untersuchte ich zu diesem Zwecke die Gehörorgane menschlicher Früchte verschiedener Altersperioden. Das früheste Stadium, in welchem bereits Andeutungen von Leistenbildung zu beobachten sind, fällt in den Anfang des fünften Monates des Fötallebens und zeigt Fig. 2 ein Durchschnittsbild des äusseren Gehörganges in Verbindung mit dem Trommelfelle von einem Embryo zwischen dem vierten und fünften Monate. Der äussere Gehörgang *Mae*, bezüglicherweise dessen Lumen, ist noch epithelial verklebt (Zaufal, Urbantschitsch).

Wir sehen wieder in *Mt* das Trommelfell, in *Ct* die Paukenhöhle und in der knorpeligen, von Bindegewebe umgebenen Masse *Mm* ein Stück des Hammergriffes. Es fallen in dem Bilde, sowohl am oberen, hauptsächlich jedoch am unteren Rande des Trommelfelles sofort die seichten Erhabenheiten an der Grenze zwischen

Cutis und Epidermis auf. Die Leisten sind in diesem Stadium der Entwicklung noch sehr niedrig und kommen blos unmittelbar am Trommelfellrande vor.

Ich konnte deren an keinem Schnitte mehr als fünf bis sieben zählen. Ihr Höhendurchmesser beträgt 0·01 bis 0·025 Mm., ihre Basis 0·01 Mm.; sie beginnen beiläufig 0·035 Mm. vom Trommelfelle entfernt und erstrecken sich 0·7 Mm. nach aussen. Da schon in diesem Alter die Höhen- und Querdurchmesser einer Reihe aufeinander folgender Schnitte correspondiren, so kann man diese Erhabenheiten nicht anders als für die ersten Anlagen noch kurzer Leisten ansehen.

In Fig. 3 ist von einem siebenmonatlichen Embryo ebenfalls nur jener Theil des Gehörganges gezeichnet, welcher neben dem Trommelfelle noch einen Abschnitt der unteren Wandung des äusseren Gehörganges darstellt.

Die Leisten sind in diesem Stadium schon um Vieles höher, ihre Basis ist breiter geworden und es hat ihre Anzahl in der Richtung nach aussen um ein Beträchtliches, nahezu um das Dreifache und mehr zugenommen. In einer Reihe von Schnitten sah ich vier bis fünf solcher Leisten an der oberen Circumferenz auf das Trommelfell selbst übergehen.

Ihre mittlere Höhe beträgt nach meinen Messungen 0·035 Mm., die Basis misst 0·025 Mm. und sie reichen 1·88 Mm. weit in den äusseren Gehörgang hinaus. Auch hier treten in der Epithelialschichte des äusseren Gehörganges, wie auch des Cutisüberzuges des Trommelfelles auffallend viele Stachelzellen auf, so dass sie den grössten Theil des Dickendurchmessers der Epithelschichte einnehmen.

Um endlich die Reihe der Abbildungen zu ergänzen, werden in Fig. 4 die Verhältnisse beim Neugeborenen veranschaulicht. Wie schon erwähnt, präsentiren sich hier die Leisten in auffallend schöner Weise. Sie erreichen in diesem Stadium oft eine Höhe von 0·12 bis 0·35 Mm., die Anzahl ihrer Reihen beträgt 30 bis 35 und sie nehmen den äusseren Gehörgang am oberen Trommelfellrande in einer Weite von 1·0 Mm., am unteren in der Weite von 2·46 Mm. ein.

Hervorzuheben ist, dass sie am oberen Trommelfellrande, obzwar daselbst in verhältnissmässig geringer Anzahl (7 bis 10)

vorhanden, auffallend grössere Dimensionen erreichen als am Boden des Gehörganges, und dass sie sich in der überwiegenden Mehrzahl als blosse Leisten mit glatter Oberfläche präsentiren, von denen nur einzelnen weniger noch secundäre Auswüchse aufsitzen, welche einem Durchschnittsbilde von Papillen entsprechen.

Fragen wir uns nun nach der Entstehungsweise dieser Leisten, so scheinen hiebei sich dieselben Momente geltend zu machen, wie sie im Allgemeinen für die Bildung von Leisten und Papillen auf der Oberfläche der Cutis an anderen Stellen der Haut bekannt gegeben wurden. Es liegen hierüber einige Arbeiten über die Entwicklung der Haut vor, von denen ich besonders auf jene von Holt C. Wilson[1]) und von Grefberg[2]) aufmerksam mache, nach denen das allgemeine Wachsthumsgesetz zwischen dem Mesoderm- und Ectodermgebilden auch hier in Anwendung tritt.

Nach diesem sind die Cutisgebilde durch das Wachsthumsverhältniss auch zu einer Zeit und an Stellen, wo sie noch keine Gefässe führen, im Stande, formverändernd auf die anstossenden Ectoderm- und Entodermgebilde zu wirken.

Es wird demnach ein local begrenztes leistenartiges Wachsen der oberflächlichen Gebilde der Cutis gegen die Ectodermgebilde der tiefsten Lage der Epithelialzellen entsprechend in ihrer Anordnung modellirt. Da die Cutis geradezu in der Richtung gegen die Epithelschichte, wie dies Grefberg besonders hervorgehoben hat, stärker wächst und viel mehr Bindegewebskörperchen enthält, als in den tiefsten Lagen derselben zu sehen sind, so ist es auch begründet, dass die Wachsthumsverhältnisse in den oberflächlichsten Lagen der Cutis zu suchen sind, indem die Epithelschichten keine Vermehrung der Elemente in der Richtung gegen die Cutis, sondern nach der freien Oberfläche hin aufweisen.

Was das Schicksal in Rede stehender Leisten im späteren Alter anbelangt, so konnte ich Präparaten, welche von einem 23jährigen, 54jährigen und einem 73jährigen männlichen Indivi-

[1]) Beitrag zur Entwicklung der Haut des Menschen. Schenk's Mittheilungen aus dem embryologischen Institute der k. k. Universität in Wien. I. Bd. 1. Heft. Wien 1880.

[2]) Die Haut und deren Drüsen in ihrer Entwicklung. Schenk's Mittheilungen etc. II. Bd. 3. Heft. Wien 1883.

duum herrührten, entnehmen, dass ihre Zahl im vorgerückteren Alter sich niedriger stellt, dass sie verhältnissmässig weit von einander abstehen und gegenüber dem Befunde beim Neugeborenen sehr flach erscheinen. Ob diese Erscheinung auf einen Altersvorgang oder auf pathologische Zustände zurückzuführen wäre, vermag ich nach den bisherigen Untersuchungen nicht zu entscheiden.

Wenn wir zum Schlusse das bisher Gesagte noch einmal kurz zusammenfassen, so haben wir es im innersten Abschnitte des äusseren Gehörganges mit Leisten zu thun, deren erste Anlage hart am Rande des Trommelfelles zwischen dem vierten und fünften Monat des Embryonallebens zu verlegen ist.

Mit der weiteren Entwicklung der Frucht nehmen sie in der Richtung nach aussen rasch an Zahl und zugleich, namentlich in der Richtung nach innen, an Grösse zu. Sie können ausnahmsweise mit Papillen versehen sein und halten in ihrem Verlaufe eine mit dem Trommelfellrande annähernd parallele, circuläre Richtung ein. Sie stellen jedoch nicht in sich abgeschlossene Ringe dar, sondern erstrecken sich mit Unterbrechungen nur auf gewisse Distanzen. In grösster Anzahl und Mächtigkeit finden wir sie einerseits am Boden, andererseits an der oberen Circumferenz des äusseren Gehörganges. Im vorgerückteren Alter flachen sie sich endlich allmälig ab und verschwinden zum Theile.

Erklärung der Abbildungen. (Taf. II.)

Fig. 1. Schiefer Frontalschnitt durch den äusseren Gehörgang einer einen Tag alten Katze.

Fig. 2. Frontalschnitt durch den äusseren Gehörgang eines menschlichen Embryo zwischen dem vierten und fünften Monate.

Fig. 3. Frontalschnitt durch den äusseren Gehörgang eines 7monatlichen menschlichen Embryo.

Fig. 4. Frontalschnitt durch den äusseren Gehörgang eines Neugeborenen.

Mae = Meatus auditorius externus, *Mt* = Membrana tympani, *Ct* = Cavum tympani, *Mm* = Manubrium mallei, *R* = Rugae, *V* = Vasa.

VI.

Hämoglobinbestimmungen am Mutterthiere mittelst des v. Fleischl'schen Hämometers während der Brutzeit.

Von

Dr. Heinrich Morgenstern,

prakt. Arzt in Währing.

(Aus dem k. k. Institute für Embryologie in Wien.)

(Am 31. Mai 1886 von der Redaction der Wiener medic. Jahrb. übernommen.)

Mit Hilfe des Hämometers von E. v. Fleischl[1]) ist man gegenwärtig in die Lage versetzt, auf eine leichte und bequeme Weise den relativen Percentgehalt des Hämoglobins im Blute zu bestimmen. Dadurch eröffnet sich eine Reihe von Untersuchungen über die verschiedenen Schwankungen des Blutfarbstoffes, sowohl im normalen als auch im kranken Individuum.

Allein nicht nur für das ausgebildete Thier, sondern auch für die Lehre über die Physiologie des Blutes im Embryo sind einige Thatsachen zu erwarten, welche uns über eine allmälige Gestaltung eines Normalgehaltes an Blutfarbstoff ein Bild entwerfen könnten.

Ich habe daher auf Anrathen des Herrn Prof. Schenk Untersuchungen über den Hämoglobingehalt des Embryos aufge-

---

[1]) E. v. Fleischl, „Medic. Jahrbücher d. k. k. Gesellsch. d. Aerzte in Wien", 1885.

nommen, welche ich aber im Verlaufe wesentlich änderte, indem ich mich in erster Linie um den Normalgehalt des Hämoglobins des Mutterthieres kümmern musste. Ich erhielt bei einer Reihe von durchschnittlichen Prüfungen über den Hämoglobingehalt der Henne 80—90% der 100theiligen Scala des für den Menschen eingerichteten Hämometers. Dieser Procentsatz kann wohl kaum bei der in Verwendung stehenden grossen Zahl von Arten und Mischracen des Haushuhnes als Norm hingestellt werden, indem es nicht unwahrscheinlich ist, dass bei einer ausgedehnten grösseren Anzahl von Untersuchungen über den Procentgehalt an Hämoglobin bei verschiedenen Hühnerracen sich auch manchmal ein grösseres, zuweilen auch ein geringeres Maass von Blutfarbstoff im Blute finden dürfte. Für uns ist es aber von Wichtigkeit, zu wissen, dass jene Hennen, welche bei den Untersuchungen verwendet wurden, auf der Scala des Hämometers 80 bis maximum 90% Hämoglobin anzeigten.

Eine Aenderung des Hämoglobinmaasses im Blute ist sicherlich bei verschiedenen normalen Functionen im Thierleibe zu erwarten. Wenn man nun bedenkt, dass die Schwankungen des Blutdruckes von so vielen verschiedenen verhältnissmässig leichten Eingriffen abhängen, ferner, dass bei diesen Schwankungen auch bald mehr bald weniger von den wässerigen Lösungen des Blutes transsudirt werden kann, so ist auch leicht begreiflich, dass das Hämoglobin in relativer Menge zu den übrigen Bestandtheilen und zum gesammten Blute bald zu- und bald abnehmen muss. Nur bleibt es noch festzustellen, in welchen Fällen und unter welchen Bedingungen solche Zustände im Organismus durchgeführt werden.

In unserem Falle war es zu erwarten, dass das Mutterthier beim Brüten theilweise durch die veränderte Lebensweise, theilweise durch die erhöhte Abgabe von Wärme an die Bruteier, in nicht unerheblichem Maasse in Anspruch genommen wird. Hierdurch steht es auch zu erwarten, dass der Hämoglobingehalt im Blute hierbei manchen Schwankungen unterworfen sein kann. Dies zu erfahren war nun in erster Linie meine Aufgabe, und bildet das Resultat derselben den Gegenstand meiner vorliegenden Mittheilung.

Den ersten Versuch machte ich in der Weise, dass ich an den aufeinander folgenden Tagen aus dem Kamme des Thieres einen Tropfen Blut genommen habe und nach der von v. Fleischl angegebenen Gebrauchsanweisung[1]) des Hämometers verfahren. Dr. Carl Lacker (Wiener medic. Wochenschrift, Nr. 18, 1886) hat mittelst dem Fleischl'schen Hämometer nachgewiesen, dass bei Blutentziehungen an verschiedenen Körperstellen, verschiedene Werthe des Hämoglobingehaltes erhalten werden. Die Schwankungen haben bis 10% betragen. Ich habe es deshalb vorgezogen, stets nur am Kamme die Blutentziehung vorzunehmen.

Die Grösse der Blutkörperchen bewirkte eine Trübung im Wasser, welche durch Zusatz einer Spur Kali- oder Natronlauge geschwunden war. Bei einem höheren Hämoglobingehalte wurde mit der am Hämometer möglichen intensivsten Beleuchtung gearbeitet, während bei dem niedrigen Procentgehalte als 50% der Scala mit Hilfe einer matten sehr schwachen Beleuchtung die Bestimmungen vorgenommen wurden.

Ich habe an mehreren Hühnern dieselben Versuche wiederholt und da mir das Resultat in drei Fällen übereinstimmte, so habe ich mich entschlossen, von den ersten drei Versuchen, welche so ziemlich mit einander übereinstimmten, einen Versuch in der nächsten Tabelle zusammenzustellen.

Diese gibt eine Uebersicht über eine Versuchsreihe, aus der ersichtlich ist, dass der relative Procentgehalt während des Brütens beim Mutterthiere in sehr hohem Grade abnehmen kann.

Am 29. April, das ist am 21. Tage der Bebrütung, ist das Küchlein aus dem letzten Ei ausgeschlüpft. Es wurden hierauf die Procentbestimmungen des Hämoglobins fortgesetzt und fand eine allmälige Steigerung des Hämoglobins statt. Bis am 3. Mai, das ist am fünften Tage, nachdem das Brüten beendigt ward, ist ein Hämoglobingehalt von 60% und am 7. Mai mit 69—70 zu verzeichnen. Es steht zu erwarten, dass derselbe sich allmälig bis zur Norm steigert. Die Resultate bei einigen Brutversuchen stimmten so ziemlich mit der angeführten Tabelle überein. In

[1]) E. v. Fleischl, Regeln für den Gebrauch des Hämometers. („Medic. Jahrbücher", Wien 1886.)

allen Fällen zeigte sich eine so auffällige Abnahme des Hämoglobins, dass dieselbe bis zu einem Drittel und darunter gesunken war.

Tabelle I.

Datum des Jahres 1886	Procentablesung an der Hämometer-Scala	Anmerkung
8./IV. . .	80	
9./IV. . .	79—80	
10./IV. . .	80	
11./IV. . .	73—74	
12./IV. . .	74	
13./IV. .	70	
14./IV. . .	52—53	
15./IV. . .	25	Die Zählung der Blutkörperchen ergab im Durchschnitte 1,600.000.
16./IV. . .	30	Zählung der Blutkörperchen ergab 1,600.000.
17./IV. . .	40—41	
19./IV. . .	50—51	
21./IV. . .	45	Der Embryo ergab 45% Hämoglobin.
24./IV. . .	45	
26./IV. . .	44—45	Der Embryo ergab 45% Hämoglobin.
27./IV. . .	47—48	Die Zählung der Blutkörperchen beim Mutterthiere ergab 1,800.000.
29./IV. . .	50	Die Zählung der Blutkörperchen beim Mutterthiere ergab 2,000.000.

Bei genauerer Betrachtung der Zahlen auf der Tabelle ist es bald ersichtlich, dass in den ersten Tagen der Entwickelung der Hämoglobingehalt keine Schwankung zeigt. Erst am dritten Tage der Bebrütung, also in der Zeit, wo sich der Blutfarbstoff im Embryo ausbildet, tritt eine mässige Verringerung desselben bei dem Mutterthiere auf und nimmt von hier aus angefangen, constant ab, bis er endlich von 80% der Scala (für den Hämoglobingehalt des Menschen bestimmt) bis auf 25% gesunken ist. Es hat das Mutterthier in diesem Falle mehr als zwei Dritttheile seines Hämoglobingehaltes eingebüsst. — Das Thier blieb wohl in einem recht lebhaften Zustande bei seinen Bewegungen, nur wurde der Kamm auffällig blässer. An den Tagen zwischen dem siebenten und ungefähr dem 14. Tage der Dauer des Brütens waren die niedrigsten Ziffern der relativen Hämoglobinmenge zu verzeichnen.

Wenn wir bei der 21 Tage dauernden Brutthätigkeit die Zeit, während welcher der Hämoglobingehalt verhältnissmässig am niedrigsten ist, bestimmen wollen, so fällt dieselbe in den Beginn des zweiten Drittels der Brutzeit bei den Hühnern. Sie steigert sich von hier angefangen und fängt mit dem Beginne des letzten Drittels der Brutdauer sich allmälig einem höheren Procentgehalte zu nähern an, wie er bei dem Ende der Brutthätigkeit zu verzeichnen ist. Auffällig zeigt sich bei den Untersuchungen, wo wir parallel mit dem Mutterthiere auch den Procentgehalt des Hämoglobins beim Embryo bestimmten, dass das Mutterthier bei den Schwankungen im Hämoglobingehalte in den letzten Tagen, in manchen Fällen schon am 13. bis 14. Tage vor dem Ausschlüpfen der Küchlein einen relativen Procentsatz seines Hämoglobins erlangt, wie wir ihn auch am Embryo innerhalb der Eischale vor dem Ausschlüpfen gefunden haben, so dass wir es hier als ein wesentliches Resultat unserer Untersuchung neben der Abnahme des Hämoglobins des Mutterthieres bezeichnen können, dass in einem gewissen Zeitabschnitte vor der Beendigung des Entwickelungslebens der Hämoglobingehalt im Blute des Mutterthieres mit dem des Embryos übereinstimmt. Die Angaben, welche durch das Hämometer bei allen diesen Resultaten erzielt worden, zeigten, dass sich kaum ein Irrthum beim Ablesen einschleichen konnte, welcher 1% überstiegen hätte. Zur Controle wurden die Ablesungen von mehreren vorgenommen und war auch Prof. v. Fleischl so freundlich, in vielen Fällen dieselben zu prüfen. Die Uebereinstimmung in der Procentangabe schwankte höchstens nur 1 bis 2 Procent der Scala.

Eine zweite Reihe von Versuchen, welche ich der angeführten Tabelle anreiht, ist nur insoferne von diesen verschieden, als die Abnahme des Hämoglobins keine so hochgradige war, wie ich sie in den anderen Fällen beobachtete. — Jedoch lässt sich auch in diesen Fällen eine ziemlich starke Abnahme des Blutfarbstoffes constatiren, welche besonders in das zweite Drittel der Brutdauer fällt und gegen das Ende derselben, vor dem Ausschlüpfen der Eier, wieder beträchtlich zunimmt, um sich noch vor der Beendigung der Bebrütung dem normalen Hämoglobin-

gehalte zu nähern. Dies geschieht bei diesen Thieren in einer viel kürzeren Zeit, als bei jenen, wo der Hämoglobingehalt stärker gesunken war.

Tabelle II.

Datum 1886	Procente an Hämoglobin	Anmerkung
30./IV. . .	90	
1./V. . . .	90	
2./V. . . .	90	
3./V. . . .	82	
4./V. . . .	80	
5./V. . . .	75	
6./V. . . .	75	
7./V. . . .	75	
8./V. . . .	74—5	
9./V. . . .	70	
10./V. . . .	59—60	Hochgradig flüssige Stuhlentleerung.
11./V. . . .	—	
12./V. . . .	68	
13./V. . . .	70	
14./V. . . .	72	
15./V. . . .	72—73	
16./V. . . .	—	
17./V. . . .	75	
18./V. . . .	85	
19./V. . . .	88	

Die Schwankungen waren auch in diesem Falle ziemlich hochgradig, indem zwischen dem Normalgehalte an Hämoglobin mit 90% am ersten Tage und der niedrigsten Ziffer am 11. Tage noch immer die beträchtliche Differenz an 30—31% der Hämometer-Scala sich zeigte. Dieser Unterschied im Hämoglobingehalte ist bei den Bestimmungen desselben an den Hühnern, in ihrer gewöhnlichen Lebensweise, nicht zu beobachten. Die Abnahme fällt auch hier in das zweite Drittel der Zeit der Bebrütung der Eier. Nur ist die Zeit der Abnahme bis zum niedrigsten Gehalte an Hämoglobin gegenüber der Tabelle I um einige Tage hinaus verschoben worden.

Die Henne war während der Dauer des Brütens nicht besonders verändert. Ihre Lebensweise war von der anderer Hühner während des Brütens nicht verschieden und die Diarrhoe, welche eintrat, ist wohl nicht selten, ich möchte sagen, in den meisten

Fällen beim Brüten, vorübergehend an den Hühnern zu beobachten. Auch ist zu bemerken, dass es geradezu auffallend ist, dass bei einer stärkeren Ausscheidung von Wasser aus dem Organismus (bei der Diarrhoe), wobei eher eine relative Vermehrung der festeren Bestandtheile des Blutes eintreten sollte, dennoch eine relative Verminderung des Hämoglobins zu beobachten war. Dies ist eine Erscheinung, welche mich anzunehmen veranlasst, dass die bedeutende und constant auftretende Verminderung des Hämoglobins weniger auf eine etwaige Retention des Wassers und die dadurch bedingte relative Abnahme des Hämoglobins im Blute zurückzuführen wäre, sondern wahrscheinlich mit einer erhöhten Abgabe von Wärme, beziehungsweise einer stärkeren Umwandlung von Spannkraft in lebendige Kraft im Organismus begründet sein muss.

Wenn ich zur Controle Hühner ruhig und in einem kleinen abgeschlossenen Raume mit dem nöthigen Futtervorrathe versehen sich aufhalten liess, so ergeben sich nur selten in manchen Fällen unregelmässige Schwankungen (3%) im Hämoglobingehalte. Diese sind aber in erster Linie nur sehr klein und treten nicht mit einer solchen Regelmässigkeit auf, dass sie, wie das beim brütenden Thiere der Fall ist, die ersten Tage nur wenig verändert, nach sieben Tagen bedeutend, etwa bis auf ein Drittel seines Normalgehaltes sinken würde und endlich kurz vor dem Ende der Brutzeit sich ziemlich stark erhöht, um der Norm gleich zu kommen.

Gleichzeitig mit der Prüfung des Hämoglobingehaltes bei den brütenden Thieren nahm ich in einigen Fällen Zählungen der Blutkörperchen vor. Die durchschnittliche Zahl der Blutkörperchen bei normalen Hühnern war im Maximum 4,000.000 in einem Kubikmillimeter, im Minimum 3,500.000 an verschiedenen Hühnern bestimmt. Mit dem Sinken des Hämoglobingehaltes nimmt auch die Anzahl der Blutkörperchen ab. In jenen Fällen (Tabelle I), wo der Hämoglobingehalt von 80% bis auf 25% der Scala des Hämometer gesunken, war die Anzahl der Blutkörperchen ungefähr bis auf 1,600.000 im Kubikmillimeter gesunken und stieg dann bis zum Schlusse der Brutthätigkeit bis 1,800.000 bis 2,000.000 an Zahl in einem Kubikmillimeter Blut. — Es dienen

diese Zahlen, wie dies wohl jedem Sachverständigen bald einleuchtet, nicht als absolute genaue Angaben, sondern sie dienen nur annähernd als eine Andeutung zur Annahme, dass mit dem Sinken des relativen Hämoglobingehaltes gleichzeitig eine Abnahme der Blutkörperchen als Träger des Hämoglobins stattfindet.

Aus allen diesen Versuchen geht hervor, dass das Hämoglobin während der Zeit des Brütens in nicht unerheblichem Maasse abnimmt und scheint dieser Körper bei der Wärmeabgabe des Mutterthieres an die Eier in bedeutender Quantität verbraucht zu werden.

Endlich sei noch zu erwähnen, dass ich einer Henne wiederholt Eier unterlegen liess, und dieselben nach 4—5 Tagen entfernte. Hierbei ergab sich jedesmal eine Abnahme des Hämoglobins im Blute. Sobald ich eine solche constatiren konnte, wurde die Henne vom Brüten befreit. Hierauf zeigt sich bereits nach einem oder zwei Tagen eine Hämoglobinzunahme. Eine Wiederholung dieses Versuches ward von demselben Erfolge begleitet.

VII.

Zur Lehre über die Reife der Eier.

Von

Dr. Antonio Carini aus Palermo.

(Aus dem Laboratorium des Prof. Schenk in Wien.)

(Am 16. Juni 1886 von der Redaction der Wiener medic. Jahrb. übernommen.)

Es ist in den letzten Jahren wiederholt die Frage über die Reife des Eies zur Befruchtung besprochen worden. Allgemein handelte es sich darum, die charakteristischen Merkmale festzustellen, durch welche das reife Ei von demjenigen im Eierstocke unterschieden werden soll, welches als ein in demselben Eierstocke befindliches minderreifes Ei betrachtet wird. Damit soll, wie ich allsogleich andeuten will, nicht etwa verstanden werden, dass die Frage bezüglich der Reife der Eier nur von dem Standpunkte aus ihre Berücksichtigung gefunden hätte, dass man etwa die beiden Extreme reif und unreif an dem Ei der Wirbelthiere zu erkennen versuchte; sondern man sah sich genöthigt, charakteristische Merkmale für die verschiedenen Zwischenstufen in der Reife des Eies zu kennzeichnen. Dies geschah besonders mit Rücksicht darauf, dass man in den Abstufungen der Reife einen gewissen Zusammenhang zu erblicken versuchte, der mit dem künftigen Geschlechtsunterschiede des Individuums, welches aus dem Ei hervorgehen soll, in Einklang zu stellen wäre. Ich erinnere hier an die Entstehung des Geschlechtsunterschiedes bei Thieren nach der Lehre von Thury[1]), eine Lehre, welche das Experiment zur Grundlage hat und ausser dieser einen Basis bisher noch der anderen Stützen

[1]) Thury, Ueber das Gesetz d. Erzeugung d. Geschlecht. Leipzig, 1863.

entbehrt. Es ist daher nicht ohne Interesse, wenn wir die Eigenschaften des Eies der Säugethiere diesbezüglich näher prüfen und die charakteristischen Merkmale einzelner Stadien der Reife, sowohl in anatomischer als auch in physiologischer Beziehung, näher kennen zu lernen versuchen.

Durch die Entwicklungsweise des Eies ist es uns bekannt (Waldeyer[1]), dass dasselbe sammt den Zellen, welche es im Follikel umgeben, Producte von Epithelien sind, die ursprünglich auf der Oberfläche des Ovariums lagen. Diese gehen aus den Elementargebilden der Pleuroperitonealhöhle des Embryos hervor. Diese, die Pleuroperitonealhöhle auskleidenden Elemente sind die gesammte Zellmasse der Somato- und Splanchnopleura (Schenk[2]).

Gelangen diese Elemente von der Oberfläche des Ovariums durch die Wachsthumsverhältnisse der bindegewebigen Elemente in's Stroma des Ovariums in die Tiefe, und werden sie endlich zum Follikel derart umgestaltet, dass sie einerseits zum Ei, anderseits zu dem das Ei umgebenden Follikelepithel gestaltet werden, so manifestiren sich eine Reihe von anatomischen und physiologischen Merkmalen, welche in der Bildungsstufe des Eies so klar hervortreten, dass man in ihnen Anhaltspunkte gewinnt, theilweise um die Reife des Eies zu bestimmen, theilweise um die Merkmale der Zwischenstufen zwischen dem unreifen und reifen Ei zu kennen. Diese Merkmale sind bisher in der Literatur von einer grösseren Anzahl von Fachmännern mitgetheilt worden, welche ich kurz gefasst im Folgenden anführen will, und denen ich meine Beobachtungen anreihe.

Barry findet im reifen Ei das Vorhandensein von Zelltröpfchen in einem kleineren Maasse, als dies bei den kleineren Eiern der Fall ist. Wharton Jones beobachtete das Fehlen des Keimbläschens in den grösseren reiferen Eiern, was Bischoff als ein constantes Merkmal des reifen Eies nicht zugibt.

Bischoff[3]) hebt folgende Merkmale hervor. Die Follikel,

---

[1]) Waldeyer, Eierstock und Eier. Leipzig, 1870.

[2]) Schenk, Beitrag zur Lehre von den Organanlagen im motorischen Keimblatte. Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wissensch. Wien, 1868.

[3]) Bischoff, Th. L. W., Entwicklungsgeschichte der Säugethiere und des Menschen. Leipzig, 1842.

welche reifere Eier bergen, besitzen ein lockeres Gewebe. Die letzteren liegen nahe der Oberfläche, sind gefässreich und besitzen an der oberflächlichsten freien Partie ihres Umfanges eine auffällige Verdünnung ihrer Wandung. Ferner ist das Ei, welches in einem reifen Follikel liegt, grösser als die minderreifen; die Grösse des Eies wird auf $^1/_{10}$''' angegeben. Gleichzeitig mit diesen Erscheinungen füllt sich der Follikel stärker mit dem Liquor folliculi.

Das frisch aus dem reifen Follikel genommene Ei besitzt an seiner Zona pellucida Zellen aus dem Follikel, welche in der Peripherie in radiärer Richtung stehen und mehr spindelartig ausgezogen erscheinen.

Waldeyer[1]), der den Gefässreichthum des reifen Follikels hervorhebt, macht darauf aufmerksam, dass die Gefässschlingen der Capillaren in der Follikelwandung bei grossen Follikeln vorspringen. Ferner sind beim reifen Follikel die Zellen der Granulosa in mehrere Schichten gesondert, von denen die äussere aus kernhaltigen kurzcylindrischen Zellen besteht, während die inneren aus unregelmässig geformten, aneinanderklebenden Zellen bestehen, deren Protoplasma sich leicht in lange Fäden auszieht. Waldeyer beschreibt näher die verschiedenen Formen der inneren Schichten dieser Zellen, und findet unter ihnen solche Elemente, die im Zerfall begriffen sind, Trümmer von Zellen und nebst diesen freie Kerne. Endlich wird die Zona pelucida beim reifen Ei mit einer radiären Streifung versehen bei Anwendung starker Vergrösserung vorgefunden. Dies tritt besonders deutlich an solchen Eiern auf, welche für kurze Zeit in eine ziemlich verdünnte, ungefähr $^1/_{10}$ Procent Ueberosmiumsäure (Flemming[2]) gelegt wurden. Diese radiären Streifen wurden von Waldeyer als Porencanäle bezeichnet. Stockmann[3]), welcher die Porencanäle in der Eischale der Knochenfische, die von Oellacher[4]) und His[5]) näher beschrieben wurde, untersuchte, fand, dass dieselben

[1]) Waldeyer, Eierstock und Ei. 1870, pag. 36.

[2]) Flemming, Zellsubstanz, Kern- und Zelltheilung. Leipzig, 1882.

[3]) Stockmann, Mittheil. aus d. embryol. Inst. der Univ. Wien, 1883.

[4]) Oellacher, Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 22.

[5]) His, Untersuchungen über d. Ei u. dessen Entw. bei Knochenfischen. Leipzig, 1873.

durch Zwischenräume untereinander in Communication stehen, wodurch er das Aufquellen dieser Eier unmittelbar nach der Befruchtung erklärt.

Nach His tritt eine stärkere Zunahme der Lymphräume in der Wandung des Follikels auf, eine Erscheinung, welche allgemein beachtet wird, und welche auch Hensen[1]) in seiner meisterhaften Arbeit besonders hervorhebt. Hensen führt in erster Linie die Dimensionen des reifen Eies an. Ferner bestimmt er, dass die Form des Follikels eine Ovale ist. Während das Ei nach den älteren Autoren zumeist näher der äusseren Oberfläche des Follikels zu liegen kommt, sieht Hensen dasselbe in der Tiefe des Graaf'schen Follikels. Im Uebrigen schliesst sich Hensen den allgemein bekannten Anschauungen bezüglich der Merkmale des reifen Eies an. Im Allgemeinen steht soviel fest, dass die Zellen, welche innerhalb der bindegewebigen Wandung des Follikels enthalten sind, die theilweise als Cumulus proligerus das Ei in sich enthalten, theilweise die Follikelwandung auskleiden, von hoher Bedeutung sind, die Reife des Eies zu bestimmen. Sowohl aus den Formen der letzteren als auch aus ihrer Anzahl, leuchtet es dem Geübten bald ein, ob das Ei einen gewissen Grad der Reife erlangt hat. So sieht man bekanntlich in dem Anfangsstadium der Entwicklung bei den kleineren Follikeln nur eine die bindegewebige Hülle auskleidende Zellenlage, welche sich allmälig vermehrt, bis diese eine Form im Follikel erlangen, welche bei dem reifen Ei das allgemein bekannte Bild des reifen Follikels bietet.

Nicht nur die Anzahl der Epithelien und ihre Anordnung im Follikel lassen es zu, einen Grad der Reife an dem Ei zu bestimmen; sondern es ist auch die Festigkeit, mit der die Kittsubstanz zwischen den Zellen die einzelnen Elemente des Follikels aneinander hält, in hohem Maasse für die Reife des Eies zu berücksichtigen. Bei künstlichen Befruchtungsversuchen, wenn man das Ei auf die Uterinschleimhaut bringt, kann man sich überzeugen, dass am reifen Ei die Kittsubstanz eine derart lockere

[1]) Hensen, in Hermann's Handbuch d. Physiologie. VI. Bd. Physiologie der Zeugung. Leipzig, 1881.

ist, dass die Bewegung der Spermatozoen ausreicht, um die auf der Oberfläche des Eies an der Zona pellucida haftenden Epithelzellen dadurch zu entfernen, dass die Spermatozoen zwischen die Zellen in die Kittsubstanz eindringen und diese derart locker ist, dass es durch die Kraft, welche durch die Bewegung der Spermatozoen entfaltet wird, ermöglicht ist, die Zellen von dem Ei zu entfernen. Es ist demnach die Lockerung der Kittsubstanz zwischen den Zellen, welche das Ei umgeben, ein charakteristisches Merkmal, welches zu den früher angegebenen hinzutritt (Schenk[1]).

Eine allgemein angegebene Erscheinung, dass beim reifen Ei das Keimbläschen wandständig liegt, scheint schon dem Entdecker des Eies der Säugethiere und des Menschen, v. Baer, bekannt gewesen zu sein.

Diesen bisherigen Auseinandersetzungen will ich noch eine Thatsache anfügen, welche gleichfalls geeignet ist, als ein Merkmal zur Bestimmung der Eireife im Follikel zu dienen. Meine Untersuchungen stellte ich an Eierstöcken vom Menschen und denen anderer höherer Wirbelthiere an. Die Methode der Untersuchung beschränkte sich darauf, dass ich die Follikel sammt ihrem Inhalte an in Alkohol gehärteten Eierstöcken auf Durchschnitten prüfte. Die geeigneten und gut erhaltenen Schnitte wurden verschieden lange mit Hämatoxylin gefärbt, hierauf gewaschen und an demselben Präparate eine zweite Färbung mit Eosin durchgeführt. Die Präparate wurden ausgewaschen und kunstgerecht aufbewahrt. Durch diese combinirte Färbungsmethode ergab sich bei der Beobachtung der Präparate von reifen Follikeln eine Reihe von Erscheinungen bezüglich der einzelnen Elemente, welche ich kurzgefasst folgendermassen bekannt geben kann.

Bekommt man einen vollständig reifen Follikel, der in der eben beschriebenen Weise behandelt wurde, zur Beobachtung, so fällt es auf sowohl an den Follikeln des Hundes, Kaninchens, Meerschweinchens, Schweines und Menschen, dass es Zellen gibt, welche sowohl das Protoplasma als auch den Kern durch Hämatoxylin deutlich gefärbt zeigen. Die Färbung im Protoplasma ist stets

[1]) Schenk, Mittheilungen aus dem embryolog. Institute der Wiener Univ., 1882.

schwächer ausgeprägt als die des Kernes, im Ganzen aber finde ich, dass die Attractionsfähigkeit dieser Elemente zum Hämatoxylin derart prävalirt, dass man in dieser Eigenschaft ein besonders charakteristisches Merkmal erblicken muss.

Zu diesen Zellen zählen wir in erster Linie jene Elemente, welche der fibrösen Wandung des Follikels in Form von cubischen Zellen anliegen. Ferner sind es vorwiegend die Zellen in unmittelbarer Nähe des Eies.

Eine zweite Art von Zellen, welche im reifen Follikel zu beobachten sind, färben sich dadurch verschieden von den vorhergehenden, dass in ihnen die Attractionsfähigkeit zum Eosin hervortritt. Diese beschränkt sich auf das Protoplasma, welches constant durch Eosin gefärbt wird, während die Kerne die Hämatoxylinfärbung annehmen. Bei diesen Zellen sind nicht selten deutliche cariokynetische (mitotische) Figuren zu beobachten. Zu dieser Art der Zellen gehören die meisten der Formgebilde im Discus proligerus und der übrigen epithelialen Gebilde, welche zwischen den beiden vorgenannten zu liegen kommen. Endlich finden sich unter den letztgenannten Zellen solche, welche in auffälliger Weise sowohl im Kerne als im Protoplasma durch Eosin charakteristisch gefärbt erscheinen, welche man als aus einer Substanz bestehende betrachten muss, die bei der Anwendung der oben angegebenen Doppelfärbung sich als eosinophil kundgibt. Wenn ich die oben angeführten, von anderen Autoren berücksichtigten Eigenschaften der Reife des Eies insofern genau beachte, als sie sich auf Durchschnitten im Follikel kundgeben, so fällt es mir auf, dass die eosinophilen Elemente bei den ausgesprochen reifen Follikeln auftreten, während ich dieselben bei minderreifen kleineren Follikeln vermisse.

Es ist demnach in dem Auftreten dieser Elemente eine weitere charakteristische Eigenschaft für die Reife des Eies zu erblicken. Diese Zellen sind, soweit ihre Grösse mit den anderen ihnen benachbarten Zellen verglichen wird, von denen nicht verschieden, deren Kerne durch Hämatoxylin gefärbt wurden. Neben diesen zeigen sich noch andere grössere Elemente, welche mehrere runde Gebilde in sich führen, die an einen beginnenden Verfettungsprocess erinnern und auffällig grösser als die übrigen Elemente des Follikels sind, welche nur durch Eosin gefärbt wurden.

Um nun den Beweis zu führen, dass das Auftreten der eosinophilen Zellen im Follikel als ein charakteristisches Merkmal der Reife des Eies anzusehen ist, versuchte ich an Eierstöcken vom Hunde und vom Kaninchen die Doppelfärbung in verschiedenen Stadien der Eientwicklung am ausgebildeten Ovarium durchzuführen, um zu sehen, in welchem Stadium die Entwicklung des Follikels im Extrauterinalleben die eosinophilen Zellen auftreten, und welche Bedeutung dieser Erscheinung beigelegt werden könnte.

Betrachtet man die Epithelien des Ovariums von einem ausgewachsenen Thiere, welches bereits über grössere Graaf'sche Follikel im Ovarium verfügt, so ergibt es sich, dass dieselben nur schwach das Eosin im Protoplasma behalten, im übrigen Theile der Zelle, im Kerne derselben, wird das Hämatoxylin mit Vorliebe als das einzig aufgenommene Färbemittel betrachtet. Verfolgen wir die Fortsetzungen des Epithels in Form von Röhren gegen das Stroma des Ovariums, so zeigt sich gleichfalls, dass die einzelnen Elemente der epithelialen Fortsetzungen eine bedeutend höhere Attractionsfähigkeit zum Hämatoxylin besitzen. Es zeigt sich also nach dieser Beobachtung, dass, so lange wir es mit den jüngsten Formen der Elemente des Eierstockfollikels zu thun haben, sowohl im Kerne als auch im Protoplasma die Attractionsfähigkeit zum Hämatoxylin vorherrscht, während die Eosinfärbung nur theilweise im Protoplasma der Zellen zu beobachten ist.

Haben sich aus den Schläuchen bereits ein oder mehrere Follikel ausgebildet und ist das Ei in ihnen, mit der Zona pellucida umgeben, vorhanden, wo sich eine Reihe von Cylinderzellen zwischen dem Ei und der bindegewebigen Follikelwandung befindet, so wird diese eine Reihe von Zellen gleichfalls mehr das Hämatoxylin als das Eosin aufnehmen. Dies geschieht bei den bisher geschilderten Stadien in der Entwicklung öfters in dem Maasse, dass man an vielen Zellen kaum auch nur eine mit der ausgesprochenen Eosinfärbung wahrnimmt.

Aus dem Angeführten geht nun hervor, dass bei den jüngeren Stadien der Entwicklung die eosinophilen Zellen, wie wir sie im ausgebildeten Follikel gefunden haben, gar nicht vorkommen, und was wir überhaupt durch Eosin gefärbt finden, sind nur einzelne Spuren des Protoplasmas der Elemente.

Bei Follikeln, die in der Entwicklung vorgeschritten sind, die bereits zwei oder mehrere Reihen von Zellen um das Ei herum erkennen lassen, finden sich in den das Ei umgebenden Elementen solche, in denen die Eosinfärbung sowohl im Protoplasma als auch im Kerne auftritt, nur werden die mitotischen Figuren im Kerne durch Hämatoxylin gefärbt. Endlich gelangen wir zu der weitesten Ausbildung des Follikels, mit einem grössten Eichen versehen, wie wir sie oben geschildert haben, wo die sogenannten eosinophilen Zellen auftraten. Durch diesen letzten Act in der Veränderung, die das Eichen umgebende Follikel-Elemente, gewinnt der Follikel eine charakteristische Eigenschaft, um auf die Reife des Eies zu schliessen. Das Ei selbst ist in seinem Protoplasma nur mit Eosin gefärbt, die Keimflecke zeigen sich deutlich durch Hämatoxylin gefärbt.

Versuchen wir nun zum Schlusse auf die Bedeutung der eosinophilen Zellen näher einzugehen, so stossen wir auf eine allgemein bekannte Eigenschaft der Zellen, welche auf eine Degeneration derselben hinweist. So lange die Zellen noch in einem lebensfähigen Zustande als auskleidende Elemente des Graafschen Follikels enthalten sind, so nehmen dieselben, wie dies allgemein bekannt ist, theilweise das Eosin, theilweise das Hämatoxylin an bestimmten Theilen auf. Ist aber der Follikel soweit in seiner Reife gediehen, dass er bald zum Platzen kommt, dann werden viele Zellen der Membrana granulosa und des Discus proligerus degenerirt. Bei der Degeneration, die schon im ungeplatzten Follikel vorkommt, erlangen viele Zellen des Follikels die Fähigkeit, das Eosin in ihrem Protoplasma als auch im zerfallenden Kerne lebhafter aufzunehmen, während ihre Attractionsfähigkeit zum Hämatoxylin vollkommen schwindet.

VIII.

Beitrag zur Lehre über die Veränderungen der Nervenendigungen während des Entzündungsprocesses.

Von

Dr. Michael Grossmann in Wien.

(Aus dem Laboratorium des Professors Schenk in Wien.)

(Am 9. September 1886 von der Redaction der Wiener medic. Jahrb. übernommen.)

Seit dem Beginne unseres Jahrhunderts sind die Veränderungen, welche die vom Centrum mechanisch getrennten markhaltigen Nerven eingehen, Gegenstand der eifrigsten Forschung und aus der Menge der theils gleichlautenden, theils sich widersprechenden Angaben sind nach und nach durch die festgesetzte Discussion einzelne Behauptungen als feststehende, allgemein anerkannte Thatsachen Gemeingut der Wissenschaft geworden.

Die hierher gehörige überaus reiche Literatur wurde zuerst von Benecke (Virchow's Archiv, Bd. 55, pag. 496) sorgfältig zusammengestellt und diese verdienstvolle Arbeit ist von den späteren Autoren, wie Eichhorst[1]), Ranvier[2]), Korybutt-Daszkiewicz[3]), weiter verwendet und ergänzt worden.

[1]) Virchow's Arch. Bd. 59, pag. 1.

[2]) Leçons sur l'histologie du système nerveux. T. II, pag. 349.

[3]) Ueber die Degeneration der markhaltigen Nerven nach traumatischen Läsionen. Inaugural-Dissertation. Strassburg 1878.

Die Beobachtung bei der Degeneration durchschnittener Nerven erweckte ein erhöhtes Interesse, seit A. Waller[1]) aufmerksam machte, dass das Verhalten der peripherischen Stümpfe vom Centrum getrennter Nerven für die Erforschung des Verlaufes der Nervenfasern ein vorzügliches methodisches Hilfsmittel sei.

Schon im Beginne der Sechziger-Jahre hat W. Krause) den Nachweis geliefert, dass nach Nervendurchschneidungen die blassen Terminalfasern im Innern der motorischen Endplatten entarten, dass die Degeneration an denselben peripherisch beginnt und nach den Nervenstämmen centralwärts fortschreitet.

Von der grossen Zahl der Forscher, die sich nach Krause mit diesem Gegenstande beschäftigt haben, nenne ich blos Ranvier[3]), Beale[4]), Sokolow[5]), Axel Key und Retzius[6]), Gessler[7]), der seine Forschungsresultate über den in Frage stehenden Gegenstand in folgendem Satze zusammengefasst: „Die Degeneration des Nervengewebes nach der Durchschneidung der Nervenstämme beginnt in der Endplatte, und zwar zuerst in der marklosen Endverästelung und den Noyaux fondamentaux und greift von da auf die Terminalfaser und zuletzt auf die Nervenstämme über."

---

[1]) Nouvelle méthode pour l'investigation du système nerveux. Bonn 1852.

[2]) W. Krause, Göttinger Nachrichten. 1863, Nr. 18. Zeischrift für rationelle Medicin. 1864, Bd. 21, pag. 77, T. IV. — Die motor. Endplatten der quergestreiften Muskelfasern. Hannover 1869, pag. 82, Fig. 41. — Anatomie des Kaninchens. 1883, pag. 242. — Allg. und mikroskop. Anatomie. 1876, pag. 499.

[3]) l. c.

[4]) Remarks on the recent observations of Kühne and Kölliker upon the termination of the nerves in voluntary muscles. Beale's Archives of Med. 1863.

[5]) Sur les transformations des terminaisons de nerfs dans les muscles de la grenouille après la section des nerfs. Arch. de physiol. normale et pathol. 1874.

[6]) Studien in der Anatomie des Nervensystems und des Bindegewebes, zweite Hälfte, erste Abth. Stockholm 1876.

[7]) Untersuchungen über die letzten Endigungen der mot. Nerven im quergestr. Muskel und ihr Verhalten nach der Durchschneidung der Nervenstämme. Deutsch. Arch. f. kl. Medic. Bd. XXXIII, 1. Heft, 1883.

Cattani Giuseppina[1]) untersuchte die Herbst'schen Körperchen längs der Art. interossea des Unterschenkels vom Huhn und bestätigt die Angabe von Krause, dass die Terminalfaser platt ist.

Nach der Resection des Ischiadicus schritt die fettige Degeneration nach der Peripherie hin vorwärts, wobei schliesslich die Terminalfasern körnig fettig entarten.

Wichtig und überraschend sind die Resultate, die Sigmund Mayer in seiner interessanten Arbeit: „Ueber Vorgänge der Degeneration und Regeneration im unversehrten peripheren Nervensystem" (Prager Vierteljahrschrift für prakt. Heilkunde, 1881, II. Bd., 2. u. 3. Heft) zur lichtvollen Darstellung gebracht hat.

S. Mayer führt in geradezu überzeugender Weise den Beweis, „dass im peripherischen Nervensysteme der Wirbelthiere fortwährend markhaltige Nervenfasern in wechselnder Anzahl, als solche, untergehen, um später wieder, zum Theile wenigstens, in den früheren normalen Zustand zurückzukehren. Es findet mit anderen Worten im peripherischen Nervensysteme ein fortwährender Wechsel der Formen statt, die markhaltigen Nervenfasern sind keine stabilen Gebilde, sondern sie unterliegen vereinzelt während des Verlaufes ihres Gesammtlebens eingreifenden Veränderungen ihres Baues und ihrer chemischen Structur, so dass sie in derjenigen Erscheinung, in der wir sie als normal und den Zwecken des Gesammtorganismus unterthänig anzusehen gewohnt sind, nicht sowohl eine perennirende, als vielmehr nur eine cyklische Lebensdauer besitzen." — Er zeigt ferner: „dass alle diejenigen Formationen, welche man bis jetzt nur aus solchen Nerven kannte, die nach einer Trennung der Degeneration und später einer Regeneration anheimfallen, auch in den unversehrten Nerven mehr oder weniger zahlreich vorkommen."

Von welch hoher klinischer Bedeutung diese Angaben sind, vorausgesetzt, dass sie sich vollinhaltlich bewahrheiten, woran bei

---

[1]) Ricerche intorno alla normale tesvitura ed alle alterationi sperimentali dei corpuscoli Pacinici degli ucceli (corpuscoli dell' Herbst). R. Accad. dei Lin. Mem. della Cl. di sc. fisiche matem. e naturale. Vol. XVIII, 39 pp. mit 2 Tafeln.

der, wie schon erwähnt, überzeugenden Beweisführung dieses verdienstvollen Forschers kaum zu zweifeln ist, bedarf wohl keiner weiteren Erörterung.

Bei der Betrachtung der Ergebnisse der Autoren, welche ich theilweise zu wiederholen suchte, fiel es mir auf, dass eine Berücksichtigung der Veränderung der Nervenendigungen bei Entzündungsvorgängen jener Organe, in denen sich dieselben vorfinden, weniger gewürdigt wurde. Dies veranlasste mich, meine Versuche in der Weise zu modificiren, dass ich ohne Durchschneidung der Nerven, in einem an Nervenendigungen reichen Gebiete eine Entzündung einleitete oder auch längere Zeit unterhielt.

Bekanntlich ist die Lederhaut am Entenschnabel sehr reich an diversen Nervenendigungen; es finden sich da die Herbst'schen oder Key-Retzius'schen, die Grandry'schen Körperchen, die Merkel'schen einzelligen Platten. Alle diese Formen der Nervenendigung sind ziemlich zahlreich auf einem verhältnissmässig kleinen Gebiete vorhanden. In ähnlicher Weise zeigen sie sich in der Zunge dieses Thieres.

An einer solchen Stelle eine Entzündung hervorgebracht und in verschiedenen Stadien, unter Berücksichtigung der Veränderungen untersucht, welche an den Nervenendigungen zu beobachten sind, konnte voraussichtlich ein Ergebniss erwarten lassen, welches, wie es sich zeigte, Gegenstand dieser kleinen Mittheilung sein kann.

Die Entzündung wurde zunächst derart hervorgebracht, dass die Haut am Entenschnabel an einzelnen Stellen mechanisch verletzt wurde, wobei sich eine vorübergehende, acute, traumatische Entzündung etablirte. Ferner wurden namentlich an dem verdickten Rande des Schnabels Darmsaiten oder Leinenschnüre von entsprechend kleinem Durchmesser durch die Lederhaut geführt und daselbst dauernd erhalten, wobei sich natürlicherweise eine chronische Entzündung mit darauffolgender Vernarbung zeigte. Auch schnitt ich viereckige Stücke der Haut aus und habe die Wundränder mit ihren benachbarten entzündeten Partien in kürzeren, aufeinanderfolgenden Zeitabschnitten ausgeschnitten und zur Untersuchung verwendet. Die Stücke wurden in eine

verdünnte Ueberosmiumsäurelösung (0·1 Percent) gelegt und lege artis aus ihnen Querschnitte verfertigt, oder es wurden aus dem frischen Präparate mit dem Gefriermikrotom Querschnitte gemacht und diese nachträglich mit Ueberosmiumsäure behandelt.

Das erste Ergebniss, welches mir auffiel, zeigte sich bereits nach 10—12 Stunden nach der Operation, wobei im Gebiete der geschwellten Wundränder jene Körperchen, welche nach dem Typus der Pacini'schen Körperchen gebaut sind, also die sogenannten Herbst'schen Körperchen, von der sie umgebenden Wandung abgehoben waren. Es lag der Rand des Körperchens nur theilweise, und zwar zumeist in der Nähe des eintretenden Nerven, dem umgebenden Cutisgewebe an. In der übrigen Peripherie des Körperchens war im durchfallenden Lichte ein heller freier Saum von unregelmässiger Begrenzung sichtbar. Diese Erscheinung erweckte in mir die Vermuthung, dass die Grenze des Körperchens in dem Entzündungsgebiete anfangs keine so genau umschriebene ist, als wir bei den normalen Präparaten zu sehen Gelegenheit haben, wo die Cutisgewebe gleichsam eine direct anliegende Hülle um das Herbst'sche Körperchen bildet. In dieser Voraussetzung, dass sich beim Entzündungsvorgange die Körperchen von ihrer Wandung abheben, sah ich mich noch mehr bestärkt durch Präparate, welche ich aus den späteren Stadien des Entzündungsverlaufes gewonnen habe. Schon nach 36 Stunden sah ich die Abhebung des Körperchens von der Wandung so weit durchgeführt, dass zwischen beiden ein Spalt sich zeigte, welcher nahezu dem Querdurchmesser einer solchen Nervenendigung gleichkommt. Diese Abhebung zeigte sich manchmal an der einen Seite stärker, manchmal erstreckte sie sich auf die ganze Umgebung des Körperchens, selbst die Nähe der Eintrittsstelle des Nerven nicht ausgenommen.

An dem Körperchen selbst sind vorläufig noch keine Veränderungen zu beobachten, ebensowenig kann man solche in dem zuziehenden Nerven sehen.

Nachdem mir die Abhebung des Körperchens von seiner Umgebung (an entzündeten Stellen) als sicher anzunehmen gestattet war, suchte ich mir diesen Vorgang folgendermassen zu erklären.

Die ödematöse Schwellung in dem entzündeten Gewebe, wenn auch hier am Entenschnabel etwas geringer als an anderen Stellen, wo ein lockeres Bindegewebe vorliegt, ist durch eine locale Ansammlung einer serösen Flüssigkeit bedingt, welche zwischen den Bindegewebsbündeln und noch mehr in den Räumen zwischen der Nervenendigung und dem umgebenden Bindegewebe angesammelt ist.

Durch den erhöhten Grad dieser Entzündung wird von dieser Flüssigkeit das umgebende Bindegewebe verdrängt und der entstandene Raum um die Nervenendigung auf diese Weise zu Stande gebracht.

Es ist also nichts Anderes als eine entzündliche Transsudation zwischen der Nervenendigung und dem umgebenden Bindegewebe. Diese Erscheinung trat anfangs in einem verhältnissmässig niedrigen Grade auf und bei länger unterhaltener Entzündung, wo eine stärkere Schwellung sich zeigte, war auch der genannte Raum grösser geworden.

Es ist hier zugleich die Vermuthung zugelassen, dass mit einem solchen Vorgange, bei der Voraussetzung der Richtigkeit der physiologischen Grundlehre, dass die peripheren Nervenendigungen in der Haut zur Aufnahme von Reizen, die centripal zu leiten sind, dienen, eine erhöhte Steigerung der Empfindlichkeit an diesen peripheren Nervenendigungen eingeleitet werden muss, indem die seröse Infiltration, durch welche das Körperchen von der Wandung abgehoben wird, einen Druck auf dasselbe ausübt, der zur Empfindung von Schmerzhaftigkeit ausarten kann.

Dass eine Ente nicht das geeignete Versuchsthier ist, um an deren Schnabel die verschiedenen Grade der Empfindlichkeit zu bestimmen und auf diese Weise die Richtigkeit meiner hier ausgesprochenen Vermuthung zur endgiltigen Entscheidung zu bringen, bedarf wohl keiner weiteren Begründung.

Es ist allgemein bekannt und auch von den meisten Autoren angenommen, dass bei einer Neuritis die Entzündungsvorgänge in dem gefässhaltigen umgebenden Gewebe des Nerven stattfinden und auf diese Weise den Nerven in Mitleidenschaft ziehen. Derselbe Vorgang scheint mir auch bei der Nervenendigung stattzu-

finden, indem diese durch den Druck der aus den Gefässen der umgebenden Gewebe exsudirten Flüssigkeit afficirt wird.

Dies zeigt sich an den Körperchen selbst in den späteren Stadien des Heilungsprocesses, in dem man bereits einzelne Formveränderungen desselben beobachten kann.

Nebst der oben erwähnten Abhebung des umgebenden Gewebes zeigen sich schon die Folgen des dauernden Druckes auf das Körperchen selbst.

Bekanntlich besitzt das Key-Retzius'sche Körperchen eine concentrische Schichtung wo in den einzelnen Sepimenten Kerne eingelagert sind, die gewöhnlich bis an den Innenkolben reichen An den Innenkolben selbst liegen eine Reihe von Kernen in der Längsachse übereinander. An den pathologisch veränderten Körperchen sieht man die äusseren concentrischen Schichten geschwunden und als schwache Andeutung bleiben nur noch einzelne Kerne der Sepimente zurück.

Am längsten erhalten sich die dichter aneinander stehenden concentrischen Schichten in der Nähe des Innenkolbens.

Bei länger anhaltendem Drucke verliert das Körperchen seine glatte Oberfläche; diese wird uneben, buckelig, gleichsam ein Resultat des ungleichmässigen Druckes, welcher auf das Körperchen gewirkt hat.

Bei den weiteren Veränderungen ist eine Verkleinerung dieses Körperchens zu constatiren, und nachdem die concentrische Schichtung geschwunden, so begegnet man einzelnen Körperchen, welche eine deutliche Unterscheidung und Begrenzung des Innenkolbens mit dem Nerven in demselben nicht erkennen lassen.

Es sind also nur noch Reste, statt der Körperchen in ihrer vollen Ausbildung, Trümmer von den Sepimenten zu sehen, welche ihre normale Anordnung eingebüsst haben.

An jenen Stellen, wo sich die Narbe vollständig ausbildete, war eine Regeneration der Nervenendigungen nicht zu beobachten. Bei der chronisch unterhaltenen Entzündung, welche durch Einführung von dünnen Darmsaiten und Leinenfäden unterhalten wurde, zeigten sich ähnliche Veränderungen.

Ueber das Verhalten anderer Nervenendigungen am Entenschnabel, wie des Grandry'schen und Merkel'schen Körper-

chens, ebenso einiger Nervenendigungen an anderen Thieren, während der Entzündung, werde ich späterhin berichten. Hier sei nur noch hervorgehoben, dass der Entzündungsprocess bei längerer Dauer die peripheren Endigungen in der Weise alterirt, dass jener Theil, welcher bei der Bildung der Nervenendigung (Isquierdo[1]), Asp[2]) dem Ectoderm entnommen ist, total zu Grunde geht und die Elemente des Mesoderms, die sich an dem Aufbau des Körperchens betheiligen, rudimentär zurückbleiben.

[1]) Beiträge zur Kenntniss der Endigung der sensiblen Nerven. (Inaug.-Diss.) Strassburg 1879.

[2]) Mittheilungen aus d. embryol. Institute. Neue Folge, 1 Heft, Wien 1885, Urban & Schwarzenberg.

IX.

Die embryonale Anlage des Mittelohres: die morphologische Bedeutung der Gehörknöchelchen.

Von

Dr. G. Gradenigo aus Padua.

(Aus dem Laboratorium des Prof. Schenk in Wien.)

(Im October 1886 von der Redaction der Wiener medic. Jahrb. übernommen.)

I.

Allgemeiner Theil.

Die erste Anlage der Gehörknöchelchen und des tubo-tympanalen Raumes: morphologische Bedeutung der Ersteren.

Durch die erschöpfenden Arbeiten Retzius', Tafani's, Boettcher's haben die Kenntnisse in der vergleichenden Anatomie und der Entwicklungsgeschichte des inneren Ohres in ihren Hauptzügen einen derartigen Grad der Vollkommenheit erreicht, den man noch vor wenigen Jahren nicht geahnt hätte. Ein Gleiches kann vom Mittelohre nicht gesagt werden. Die Entstehungsweise des tubo-tympanalen Raumes, die erste Anlage und die morphologische Bedeutung der Gehörknöchelchen bilden noch immer einen der dunklen Abschnitte der Entwicklungsgeschichte und der comparativen Anatomie.

Die technischen Schwierigkeiten, die sich an die Präparation so kleiner, der Untersuchung schwer zugänglicher Objecte knüpfen, und die Complication der topographischen Verhältnisse,

bedingt durch die Anhäufung und das Ineinandergreifen wichtiger embryonaler Gebilde auf einer relativ engen Stelle, erklären vielleicht zum Theile die auseinandergehenden Ansichten, welche sich auf diesem Gebiete kundgeben.

Und nicht allein die Angaben über nebensächliche Einzelheiten, sondern auch jene über fundamentale Vorgänge stehen zu einander im Widerspruche. Der tubo-tympanale Raum wird, was seine Entstehungsweise betrifft, von den Einen mit der inneren Hälfte der ersten Kiemenspalte in Beziehung [Reichert (9), Kölliker (56)*)] gebracht, von den Anderen als eine gegen das Ohr zu wachsende Ausstülpung des Darmcanals angesehen [Hunt (57), Moldenhauer (68)]. Betreffs der Gehörknöchelchen stimmen die Autoren nur darin überein, dass sie den Hammer aus dem ersten Kiemenbogen entstehen lassen. Der Ambos wird von den Einen mit dem ersten Kiemenbogen [Reichert (9), Rathke (5), (18), Salensky (76)], von den Anderen mit dem zweiten in Zusammenhang gebracht [Huxley (23–24), Parker (61), Fraser (79)].

Der Steigbügel, das wichtigste Knöchelchen in physiopathologischer Hinsicht ist bald mit dem ersten Kiemenbogen [Valentin (7–8), Günther (12)], bald mit dem zweiten [Reichert (9), Bruch (15–16), Semmer (44)], bald mit der periotischen Kapsel [Burdach (4), Gruber (62), Parker (61)], in Beziehung gebracht worden: einige Autoren stehen sogar für eine morphologische Unabhängigkeit des Steigbügels ein, indem sie das embryonale Bindegewebe zum Steigbügel umwandeln lassen [Hunt (57), Salensky (76), Fraser (79)].

Wenn in Fragen so allgemeiner Bedeutung eine solche Verschiedenheit der Ansichten herrscht, ist es leicht begreiflich, wie noch um so ungewisser und unvollkommener unsere Kenntnisse über einzelne Details, z. B. die Einzelheiten in den Entwicklungsvorgängen der Knöchelchen und in der Topographie des embryonalen tubo-tympanalen Raumes, die Entstehungsweise der Deckknochen u. s. w. sein müssen.

---

*) Die eingeklammerten kleinen Ziffern verweisen auf das bibliographische Verzeichniss, welches am Ende dieser Arbeit steht.

Beim Studium der Entwicklungsart der Gehörknöchelchen halte ich für nothwendig, die Entstehungsweise der periotischen Kapsel und besonders ihrer vestibularen Wand in Betracht zu ziehen, welche später in ein inniges Verhältniss zu den Gebilden des Mittelohres gelangt.

In der That, während im Embryo die Entstehungsweise des häutigen Labyrinthes als eine ziemlich bekannte betrachtet werden kann, dünkt es mich, dass die wichtigen Modalitäten, welche die Labyrinthkapsel in ihrer Entwicklung aufweist, bislang nicht entsprechend erforscht wurden.

Das genaue Studium des Entwicklungsganges der Gehörknöchelchen und der periotischen Kapsel ist geeignet, eine Reihe wichtiger allgemeiner embryologischer und morphologischer Fragen zu lösen.

Es sind die Ergebnisse der Untersuchungen, welche die Anpassungsvorgänge des primordialen Skeletes zu dem höchsten Skelettypus im Embryo verfolgen, diejenigen, welche uns in die Lage setzen, in's verwickelte Feld der Morphologie der Wirbelthiere einzudringen. Die vergleichende Anatomie ist für sich allein nicht im Stande, alle complicirten morphologischen Probleme zu lösen, die sich dem Forscher entgegenstellen. Zu bedeutend und verschiedenartig sind die Veränderungen des primordialen Typus bei den verschiedenen Wirbelthierclassen, zu ausgedehnt das Anpassungsvermögen der Organe der einzelnen Thierarten.

Andererseits, da die Erforschung der Entwicklungsweise der Gehörknöchelchen und deren Gelenke Gebilde berücksichtigt, welche in einem beschränkten Raume jene histologischen Vorgänge bilden, welche bei der Entstehung der Röhrenknochen und der grossen Gelenke anzutreffen sind, so ist es möglich, in einem und demselben mikroskopischen Gesichtsfelde diejenigen Processe auf einmal zu übersehen, welche bei dem Studium der Entwicklungsweise anderer Skelettheile nur auf eine lange Reihe von Schnitten mühselig verfolgt werden müssen. Dies erleichtert wesentlich die Beurtheilung einiger noch fraglicher Thatsachen in der allgemeinen Entwicklungslehre der Skeletelemente.

Die beste Methode, um die verschiedenartigsten Fragen, welche man auf diesem Gebiete trifft, zu lösen, besteht meines Erachtens darin, die histologischen Einzelheiten, welche sich an die Entwicklung der verschiedenen Gebilde des Mittelohres anknüpfen, ohne vorausgehende Berücksichtigung der Ergebnisse der vergleichenden Anatomie zu studiren und festzustellen. Erst dann, wenn die fundamentalen Entwicklungsvorgänge festgesetzt sind, wird man zu ihrer Deutung schreiten und über ihren Werth discutiren, indem man sie zu den allgemeinen embryonalen Lehren und zu den aus dem Studium der vergleichenden Anatomie gewonnenen Resultaten in Beziehung bringt.

Von einem streng embryologischen Standpunkt bin ich also, auf Grund dieser Betrachtungen, an das Studium der so complicirten und noch so wenig bekannten Entwicklungsweise der Skeletelemente des Mittelohres und des tubo-tympanalen Raumes gegangen. In dieser Arbeit wird die Entwicklung der Skeletelemente nur bis auf die Verknöcherung verfolgt.

Bei den Untersuchungen, welche ich im embryologischen Institute der Wiener Universität unter der gelehrten und freundlichen Leitung des Herrn Prof. Schenk, dem ich hier meinen besten Dank abzustatten mich beehre, unternahm, kamen menschliche und Säugethierembryonen zur Anwendung, und wurden diese mit einer streng wissenschaftlichen Methode, der Methode der Serienschnitte, studirt. Das reichlich dazu benützte Material, die dünnen Schnitte, die angewandte Doppelfärbungsmethode haben mich in die Lage gesetzt, die kleinsten histologischen Details der wichtigsten Entwicklungsstadien mit Genauigkeit zu verfolgen.

Die gewonnenen Resultate scheinen mir geeignet, die Entwicklungsweise des Mittelohres hinreichend zu beleuchten, und in's breite Feld der Morphologie der Gehörknöchelchen einen Lichtstrahl zu werfen.

Die Entwicklungsweise der Gehörknöchelchen, und besonders des Steigbügels ist, nach meinen Resultaten, weit complicirter als bis jetzt gedacht. Der Steigbügel der Menschen und der höheren Säugethiere geht aus der Verschmelzung zweier embryologisch und morphologisch ganz verschiedener Elemente hervor. Der tubo-tympanale Raum geht zur Zeit des Auftretens der proxi-

malen Enden der zwei ersten Kiemenbogen einen eigentlichen Involutionsvorgang ein, und sich erst durch eine Reihe complicirter, aber bestimmter, in der Entwicklungsweise der umgebenden Skelettheile gelegener Veränderungen seine definitive Gestaltung ganz erreicht.

Auch diesmal bestätigen und vervollständigen die embryologischen Thatsachen in wunderbarer Weise die Ergebnisse, welche man aus dem Studium der vergleichenden Anatomie ziehen kann; auch diesmal entsprechen die autogenetischen Vorgänge den phylogenetischen vollkommen.

Die Resultate meiner Arbeit sind zugleich geeignet eine glänzende Bestätigung des classischen Satzes anzugeben, dass es die Entwicklungsgeschichte ist, welcher die Aufgabe zufällt, das Richteramt über die comparative Anatomie zu führen.

Untersuchungsmethode.

Bei den Untersuchungen der Entwicklungsweise der Gehörknöchelchen können zwei Methoden zur Anwendung kommen: Die gewöhnliche anatomische Präparirmethode und die Methode der Serienschnitte. Es ist angezeigt über deren relativen Werth einige Worte zu sprechen, denn die von den Autoren erlangten verschiedenen Resultate dürften zum Theil den betreffenden angewendeten Methoden zugeschrieben werden.

Die sogenannte Präparirmethode besteht darin, dass man makroskopisch die einzelnen soliden Skelettheile herauspräparirt, und sowohl deren Form und Zusammenhang als auch deren topographische Verhältnisse studirt.

Es folgt hieraus, dass diese Methode mit befriedigendem Erfolg nur dann angewendet werden kann, wenn die zu untersuchenden Elemente genug fest sind, damit sie mechanisch von den umgebenden Theilen ordentlich getrennt werden, und wenn die Dimensionen derart sind, dass man sie wenigstens deutlich und leicht mit der Loupe sehen kann.

Der Meckel'sche Fortsatz, der Hammer und der Ambos können ohne erhebliche Schwierigkeiten bei den Embryonen der meisten höheren Säugethiere herauspräparirt werden, jedoch erst dann, wenn die Verknorpelung schon eingetreten ist.

Was den Steigbügel betrifft, so ist dessen unversehrte Präparirung und die Erforschung seiner topographischen Verhältnisse wesentlich erschwert durch die Zartheit seiner Contouren, die vielfachen Beziehungen zu den Nachbartheilen, die tiefe Lage in der Nische des ovalen Fensters und das umgebende embryonale Bindegewebe.

Aber auch für die übrigen obgenannten knorpeligen Elemente des Mittelohres muss sich die Anwendung der Präparirmethode auf bestimmte Entwicklungsperioden beschränken. Das erste Auftreten des Knorpelgewebes geht nicht gleichzeitig und gleichmässig in allen Skeletabschnitten der Kiemenbogen vor sich. Durch die Präparation kann man nun Bilder bekommen, welche die Verschiedenheit der histologischen Vorgänge in übertriebenem Maasse anschaulich machen, und müssen in gewisser Beziehung als künstlich erzeugt angesehen werden. Ueberdies ist bei den ersten Stadien der Knorpel von dem ihn umgebenden embryonalen Gewebe gar nicht deutlich abgegrenzt. Salensky selbst, welcher die Entstehungsweise des Hammers und des Ambosses hauptsächlich mit der Präparirmethode verfolgt hat, gesteht zu, dass das Präpariren des Knorpels bei den kleinen Embryonen, bei welchen die Verknorpelung noch nicht ganz vollendet ist, eine ziemlich schwierige Manipulation darstellt. Selbst an den gefärbten Präparaten treten die Grenzen der Knorpel nicht sehr scharf hervor, und das die Knorpel umhüllende embryonale Bindegewebe kann nicht vollkommen entfernt werden.

Vor dem Auftreten des Knorpelgewebes, in dem in morphologischer Hinsicht wichtigsten Stadium, wo die Elemente des künftigen Skeletes nur von mehr färbungsfähigen Zellanhäufungen dargestellt erscheinen, kann von einer Präparirmethode nicht die Rede sein.

Aus den oben angeführten Gründen erhellt, dass bei dem Studium der Entwicklungsweise der Gehörknöchelchen die Präparirmethode nur in besonderen Fällen, und jedenfalls nie in den allerersten Stadien mit Erfolg angewendet werden kann.

Wenn das Knorpelgewebe schon vollkommen gebildet ist, kann uns die Präparirmethode eine werthvolle und rasche Uebersicht der wichtigsten Einzelheiten über Form und Grösse gewähren,

und dies besonders bei vorausgegangener passender Färbung des anatomischen Präparates in toto.

Die zweite Methode, die einzige, welche auf alle Fälle passt, besteht in der Anfertigung der Serienschnitte. Nur nach dieser Methode ist es möglich die allerersten Stadien der Skeletelemente zu treffen, wenn diese, noch kaum angedeutet, inmitten des zarten embryonalen Bindegewebes erscheinen; nur an der Hand derselben Methode können wir bestimmte und genaue topographische Kenntnisse erlangen, und in die feinsten hystologischen Details eindringen.

Es ist wohl wahr, dass eine exacte Kenntniss über die Form und Ausdehnung nur durch einen Vergleich von wenigstens drei vollkommenen, nach den drei Hauptrichtungen geführten Schnittserien gewonnen werden kann. Die Vorbereitungsmethode ist daher langwierig und mühevoll. Die Herstellung aus den Schnitten eines realen Bildes ist manchmal schwer, aber die Folgerungen, die man daraus ziehen kann, übertreffen in Bezug auf Genauigkeit und Vollkommenheit der Details und wissenschaftlichen Werth bei weitem jene Resultate, welche nach der geschicktesten Präparation zu erzielen sind.

Die von mir unternommenen Untersuchungen wurden nach der Serienschnittenmethode geführt. Bei einzelnen speciellen Fällen hat mir die Präparationsmethode sehr gute Dienste geleistet.

Je nach dem Alter des Embryo wurden entweder das ganze cephalische Ende oder der otico-occipitale Abschnitt, oder aber auch nur das Gehörorgan in Schnitte zerlegt. Die Dicke der einzelnen Schnitte variirte bei sehr jungen Embryonen von $^1/_{60}$—$^1/_{30}$ Mm., für ältere Embryonen betrug sie $^1/_{30}$—$^1/_{20}$. Ich habe mich oft überzeugt, dass die Entwicklungsvorgänge nur an sehr dünnen Schnitten genau zu verfolgen sind.

Die mehr als 3 Cnm. langen Embryonen wurden entweder in der Müller'schen Flüssigkeit oder in einer Chromsäurelösung gehärtet, respective aufbewahrt.

Für jüngere Embryonen habe ich eine Reihe von Fixirungsflüssigkeiten angewendet; unter anderen die Tafani'sche Lösung (Osmiumsäure und doppeltchromsaures Kali), die Kleinenbergsche Flüssigkeit (Pikrinsäure und Schwefelsäure), die Ehrlichsche Mischung (doppeltchromsaures Kali mit Kupfersulfid), die

Flemming'sche Mischung (Chromsäure und Essigsäure). — Die glänzendsten Resultate wurden nach der von Tafani angegebenen Methode erlangt. Die Embryonen wurden in folgende frisch bereitete Flüssigkeit:

wässerige Lösung von 0·40 Proc. doppeltchromsaurem Kali . . . . . = 20 Ccm.
wässerige Lösung von 1 Proc. Ueberosmiumsäure . . . . . = 5 Ccm.

hineingelegt.

Ich liess sie an einem dunklen Orte 6—12 Stunden stehen, und brachte sie dann, behufs Erhärtung, in Kleinenberg's Flüssigkeit.

Die einzelnen Zellen der so behandelten Präparate treten in ihren Contouren sehr scharf hervor; die Kerne färben sich rasch und intensiv. Das einzige Fehlerhafte, welches sich zuweilen einschlich, bestand in einem nicht genügenden Eindringen der Osmiumsäure in das Gewebe.

Auch die Kleinenberg'sche Flüssigkeit für sich allein hat mir durch prompte Fixirung und rasche Erhärtung vorzügliche Resultate geliefert. Aus den verschiedenen Erhärtungsflüssigkeiten wurden die Embryone in successive stärkeren Alkohol gebracht. Nachdem endlich, wenn der Fall eintrat, die Höhlen des Mittel- und inneren Ohres weit geöffnet wurden, liess ich die einzelnen Theile in einer Mischung aa. partes aequales absoluten Alkohol und Schwefeläther durch 6—12 Stunden liegen, und habe sie dann in Celloidin eingebettet.

Ich habe im Allgemeinen nicht für geeignet gehalten, die Präparate in toto zu färben. Die Färbungsmethode, die mir die besten Resultate ergab, war die doppelte Färbung der Schnitte mittelst Grenacher's Hämatoxylin und wässeriger Lösung von Eosin.

Nachdem ich die Ueberzeugung gewonnen hatte, dass nicht nur die feinen histologischen Details, sondern auch die wesentlichen Vorgänge bei der embryonalen Entwicklung nur an gut gefärbten Präparaten genau zu verfolgen sind, habe ich jeden einzelnen Schnitt in der Serie doppelt tingirt, im Origanumöl aufgehellt, und im Balsam montirt.

Nach der erwähnten Doppelfärbungsmethode tingiren sich die Kerne der Zellen des Bindegewebes, des Centralnervensystems, der Ganglien und der Epithelien intensiv blau. Im fertigen Knorpelgewebe bleibt die Intercellularsubstanz ungefärbt; die Zellenkerne färben sich intensiver als die Kerne des Bindegewebes. Die Nervenfasern nehmen eine ganz schwache rosige Farbe an, die Muskelfasern bleiben roth gefärbt.

In dem Falle, wo sich bereits Knochen vorfinden, bleibt dieses Gewebe roth gefärbt, und ist daher sehr leicht erkennbar.

Aber wo am meisten die Vortheile der Doppelfärbung sich kundgeben, das ist in dem Verhalten der Blutkörperchen. — Sie nehmen eine kupferrothe Färbung an, mit violettem Kerne, so dass die Blutgefässe durch deren Anhäufung eine Farbe bekommen, die sie deutlich auf dem blauen Felde des Präparates hervortreten lässt.

Das Carmin hat mir ebenfalls zuweilen günstige Resultate ergeben, aber in den meisten Fällen ist es mit den anderen Färbungsmethoden nicht zu vergleichen.

Anordnung des Themas und benützten Materials. Terminologie.

Wenn man sich zur Betrachtung des meisterhaften Werkes Parker's ([32]) über die Entwicklung des Schweinsschädels anschickt — wo der directe embryonale Zusammenhang des Ambosses mit den Elementen des zweiten Kiemenbogens, und nur mit diesen allein bis zur Evidenz bei einer langen Serie von Figuren, die in ihren kleinsten Einzelheiten durchgeführt sind, dargestellt erscheint — und wenn man wieder die Arbeit Salensky's ([76]) durchliest — woselbst mit gleicher Ersichtlichkeit nur der directe Zusammenhang zwischen Hammer und Ambos dargestellt ist — so muss es uns nicht wenig befremden, dass zwei so bewährte Autoren in einem und demselben Gegenstand zu ganz verschiedenen Resultaten gelangt sind.

Ich habe zwei Arbeiten beispielsweise angeführt, wo die gezogenen Schlüsse diametral entgegengesetzt sind: ich könnte aber noch eine ganze Reihe von diesbezüglichen Arbeiten erwähnen, wo die Folgerungen und die beigegebenen Figuren ebensowenig zusammenstimmen.

Die einzige Erklärung über dieses eigenthümliche Vorkommniss wäre die Annahme, dass die objectiven Thatsachen, bei den von den Autoren vorwiegend untersuchten Entwicklungsstadien, an und für sich so wenig beweisend und charakteristisch sind, dass sie sich den verschiedenartigsten Hypothesen anpassen, und dass der Autor sich gewissermassen gezwungen sieht, nach einem eigenen, meistens durch die Ergebnisse der vergleichenden Anatomie erlangten Gesichtspunkte, sie zu systemisiren und zu vervollständigen. Auf diese Weise wird die complicirte Beobachtungsthatsache nach einem vorherbestimmten Schema zu erklären versucht, und der objective, in mancher Beziehung unbestimmte Befund, in ein bestimmtes Resultat umgewandelt.

Indem ich an diese Arbeit ging, war meine erste Sorge darauf gerichtet, nur auf meine Wahrnehmungen gestützt, die eigene Meinung zu begründen. Dieses leitende Princip liegt auf die Anordnung der ganzen Arbeit zu Grunde.

In einem ersten, streng objectiv behandelten Abschnitte werden nur die beobachteten Thatsachen in Kürze zur Darstellung kommen, wie sie aus der sorgfältigen Untersuchung der wichtigsten Entwicklungsstadien gewonnen worden sind.

Nur in einem zweiten Abschnitte werde ich solche Resultate mit den Ergebnissen der vergleichenden Anatomie in Beziehung bringen, und zugleich die Ansichten anderer Autoren hierüber, welche auf diesem dunklen Gebiete mir vorangegangen sind, durchprüfen und discutiren, um hierauf zur Aufstellung einer einzigen Lehre zu kommen.

Die allerersten Stadien der Entwicklung der Gehörknöchelchen wurden von mir bei einer fortschreitenden Reihe von Katzenembryonen

I. Stadium 12—13 Mm. Steissscheitellänge
II. „ 15 „ „
III. „ 20 „ „

verfolgt. Die gemachten Beobachtungen wurden bei Kaninchenembryonen (13 Mm.), bei Schweinsembryonen (2 und 2·5 Cm.), bei Hundembryonen (2 Cm.) controlirt.

Für ein späteres (IV.) Stadium, welches bis zur Verknöcherung der Skeletelemente reicht, kamen eine Reihe von menschlichen

Embryonen (von 4—17 Cm. Scheitelsteisslänge, von Schweins-, Kaninchen-, Hund- und Mausembryonen zur Anwendung.

Terminologie. Die Embryonen sind in aufrechter Stellung gedacht.

Die Schnitte wurden nach den drei Hauptebenen geführt: horizontal, sagittal verticalis antero-posterior. parallel der Medianebene) und frontal.

In Betreff der Benennung der Kiemenbogen glaubte ich auf die Bezeichnungen der zwei ersten präoralen Bogen, denen nur eine morphologische Bedeutung zukommt, nicht Rücksicht nehmen zu müssen: die Benennung erster und zweiter Kiemenbogen bezieht sich auf die postoralen Bogen im Ganzen.

Unter der Bezeichnung Hyoid- und Mandibularzellenstränge verstehe ich die künftigen Skeletelemente der betreffenden Kiemenbogen zur Zeit als sie noch nicht durch Knorpelgewebe vertreten sind. Mit der Bezeichnung Mandibular- (Meckel'sche Knorpel) und Hyoidbogen (Reichert's Knorpel) beziehe ich mich auf die Skeletelemente der respectiven Bogen.

I. Abtheilung.

Eigene Untersuchungen.

Meine eigenen Untersuchungen beziehen sich hauptsächlich auf das Studium der embryonalen Entwicklung der Skelettheile des Mittelohres (der zwei ersten Kiemenbogen und der periotischen Kapsel) bis zur vollendeten Verknorpelung, und der Entstehungsweise des tubo-tympanalen Raumes.

I. Abschnitt.

Die Skeletelemente des Mittelohres.

Was die Skeletelemente betrifft, scheint es mir, um die folgende Darstellung verständlicher zu machen, sehr geeignet, vier Entwicklungsstadien zu unterscheiden, nämlich:

I. Stadium. — Die allererste Anlage der Skeletelemente.

II. Stadium. — Die vorknorpeligen Skeletelemente.

III. Stadium. — Das erste Auftreten des Knorpelgewebes (Uebergangsstadium).
IV. Stadium. — Die knorpeligen Skeletelemente.
Alle diese Stadien gehen selbstredend in einander über.

I. Stadium.

Das erste Auftreten der vorknorpeligen Skeletanlage (Katzenembryo 12 Mm.).

Dieses Stadium entspricht der allerersten Anlage der Skeletelemente. Katzenembryo 12 Mm. Scheitel-Steiss-Länge.[1])

Charakteristische Merkmale. Ausgesprochene mesocephalische Krümmung; Kiemenbogen und Kiemenspalten deutlich entwickelt. Die primitive Augenblase napfförmig, durch die Linse eingestülpt. Keine Spur von Pigment im äusseren Blatte der secundären Augenblase. Die Linse ist bei manchen Embryonen noch nicht ganz vom Ectoderm abgelöst, bei anderen jedoch schon blasenförmig isolirt, und misst in ihrem grössten Durchmesser 0·25 Mm., in ihrer Dicke 0·17 Mm.

Der Stiel des Nervus opticus noch mit einer Höhlung versehen, und hat gleich hinter der Augenblase einen Durchmesser von 0·30 Mm.; wovon 20 μ auf die Höhlung fallen.

Die ovale Gehörblase misst an der Basis in horizontaler sagittaler Richtung 0·75. Nur der Ductus endolymphaticus ist schon deutlich abgeschnürt; seine Ausdehnung in sagittaler Richtung beträgt 0·14, in frontaler 0·06.

Skeletelemente. Bei diesem Stadium sind einige der künftigen Skeletelemente nur in Form von nicht scharf begrenzten Anhäufungen runder, gefärbter, dick aneinander liegender Zellen angedeutet, welche bei schwacher Vergrösserung besser hervortreten. Die Zellen des indifferenten embryonalen Gewebes sind weniger dicht aneinander gelagert, haben eine mehr ovale Gestalt, besitzen einen verhältnissmässig grossen Kern, mit spärlicher Protoplasmahülle und sind mit kurzen Ausläufern versehen.

---

[1]) Entspricht dem von Boettcher*) beschriebenen Schafembryo, 13 Mm. Sch.-St.-Länge.

*) Boettcher, Entwicklung und Bau des Gehörlabyrinths.

Die Nervenganglien, die wegen der Beschaffenheit der sie zusammensetzenden Zellen mit den obgenannten Zellenanhäufungen der ersten Knorpelanlage verwechselt werden könnten, sind jedoch durch ihre innigen Beziehungen zu den Nervenfasern vollkommen unterscheidbar. Die Nervenstränge selbst treten in diesem Stadium sehr deutlich hervor; ihre Fasern färben sich durch Eosin rosenroth, so dass sie in klaren Umrissen auf dem mit Hämatoxylin gefärbten Felde erscheinen. In den Nervenstämmen verlaufen die einzelnen Fasern nicht parallel, sondern kreuzen sich vielfach untereinander. Zwischen den einzelnen Fasern ausgestreut, finden sich in relativ geringer Anzahl Zellen ohne Fortsatz, von ovaler Form und mit dem grössten Durchmesser in der Längsrichtung des Nerven angeordnet.

Für die Benennung der genannten Zellenanhäufungen, Anlage der Skelettheile, wähle ich die Bezeichnung „vorknorpelige Anlage", welche auf das zukünftige Knorpelgewebe hindeutet, oder auch ganz einfach, je nach der Form, die Ausdrücke Zellhäufung, Zellenstrang, welche sich lediglich auf die histologischen Charaktere beziehen.

Bei dem cephalischen Ende der Katzenembryonen von 12 Mm. Scheitel-Steiss-Länge finden wir angedeutet:

a) Die vorknorpelige Anlage der Wirbelsäule.

b) Die ersten Spuren der periotischen Kapsel um die Gehörblase herum, welche durch einen Hof von runden, dicht aneinander gedrängten Zellen repräsentirt erscheinen, die besonders zahlreich an der unteren seitlichen Wand der Gehörblase vorkommen. Von diesen müssen die ihnen ähnlich aussehenden Zellen an der unteren medialen Wand streng unterschieden werden, die, wegen ihrer Lage und der innigsten Beziehungen zu der Epithellage des künftigen Ductus cochlearis als erste Anlage des Ganglion cochleare aufzufassen sind.

c) Von den Kiemen-Skeletelementen lässt sich in dieser Periode an dem mittleren äusseren Abschnitte des ersten Kiemenbogens auf eine kleine Strecke hin ein Zellenstrang von einer Dicke 0·05 verfolgen, welcher an dem dritten Aste des fünften Nervens ventral liegt. Gegen das distale Ende des Kiemenbogens wie auch gegen

das proximale geht der genannte Zellenstrang in das umliegende Gewebe allmälig über.

An den Wurzeln der zwei ersten Kiemenbogen finden sich unregelmässige Anhäufungen von runden und intensiv gefärbten Zellen vor.

Topographie der Kopfgebilde: Gefässe. Indem ich mir vorbehalte bei der Beschreibung des nächsten Entwicklungsstadiums über die Topographie der embryonalen Kopfgebilde ausführlich zu sprechen, um dieselben auch mit der Anlage der Skelettheile in Beziehung bringen zu können, will ich hier nur hervorheben, dass die Jugularvene eine mächtige Ausdehnung aufweist, dass sie seitlich die ganze Hälfte des Kopfes einnimmt, gegen hinten zu die Ganglien des 9. und 10. Nervenpaares nach aussen abgrenzt, und vorne gegen das Ganglion Gasseri, welches relativ stark entwickelt erscheint, hineinragt.

Die künftigen Carotiden sind verhältnissmässig von geringeren Dimensionen, und steigen mit bogenförmigem Verlauf an den beiden Seiten der Medianlinie in der hinteren Wand des Darmcanals nach oben, um in die Schädelhöhle einzudringen.[1])

Aus dem Studium an Katzenembryonen, 12 Mm. Scheitelsteisslänge, welche die allererste Anlage der Skeletelemente, von mir als erstes Stadium der Entwicklung bezeichnet, darbieten, ist folgendes ersichtlich:

I. Knorpelgewebe findet sich noch nicht vor, die künftigen Skelettheile sind nur durch Zellenanhäufungen und Zellenstränge dargestellt.

II. Von den Skeletelementen der zwei ersten Kiemenbogen ist nur ein Abschnitt des ersten (mandibularen) Bogens, seinem proximalen Ende entsprechend, angedeutet.

III. Die vorknorpelige Anlage der periotischen Kapsel ist besonders gut an der lateralen unteren Wand der Gehörblase angedeutet.

---

[1]) Die Katzenembryonen von 13 Mm. St.-Sch.-Länge zeigen keine merklichen Unterschiede an jenen schon beschriebenen in der Länge von 12 Mm.

II. Stadium.

Die vorknorpeligen Skeletelemente (Katzenembryo 15 Mm.).

Die Skeletelemente sind nur von Zellenanhäufungen dargestellt; keine Spur von Knorpelgewebe. Katzenembryo 15 Mm. Scheitelsteisslänge.[1])

Charakteristische Merkmale: Mesocephalische Krümmung noch deutlich ausgesprochen; der Orbitalfortsatz ist lateralwärts mit dem Mandibularbogen verschmolzen; der gut entwickelte Nasalfortsatz begrenzt nach oben die Mundbucht; die Kiemenspalten sind bereits fast geschlossen. — Im Auge durchsetzt das Pigment das äussere Blatt der secundären Augenblase in seiner ganzen Dicke; die Linse ist von dem Ectoderm durch eine mesodermatische Schichte getrennt, die beiläufig 20 μ dick ist; die Linse besitzt in der Richtung der optischen Achse eine Höhe von ungefähr 0·25, und in einer zu dieser Achse senkrecht gelegenen Ebene einen Durchmesser von 0·40; der Stiel des Nervus opticus weist jetzt kaum eine Spur einer Höhlung auf. Die Labyrinthblase hat nunmehr eine gut ausgesprochene Anlage ihrer einzelnen Theile. Der Ductus endolymphaticus (Fig. 3, D. E.) ist über einen Millimeter lang; er zeigt jedoch an seinem oberen Ende keine merkliche Erweiterung; seine Krümmung ist immer mit einer nach aussen sehender Convexität; seine Mündung ist im Begriff, sich senkrecht zur Labyrinthblase zu stellen. Unterhalb der Mündung bemerken wir schon die erste Anlage des Sacculus rotundus (Fig. 3, Sac.). Indem sich der Canalis cochlearis (Fig. 3, Ca. Coch.) gegen vorne und medianwärts krümmt, gelangt er zu einer Entfernung der Medianlinie von ungefähr 0·30 Mm. Hier wendet er sich auf eine kleine Strecke hin nach oben und aussen, ohne aber eine ganze Windung voll zu machen. Die einzelnen Theile der Labyrinthblase messen:

Ductus endolymphaticus (Fig. 3, D. E.). . . .	1·00 Mm.
Der lange Schenkel des verticalen halbzirkelförmigen Canälchens (Fig. 3, C. s. s.) . . .	0·65 „

[1]) Entspricht einem mittleren Stadium zwischen den von Boettcher abgebildeten Schafembryonen von 2 Cm. und 2·20 Cm.

Der kurze Schenkel desselben	0·32 Mm.
Das Lumen des oberen Canälchens, nahe der Basis	0·15 „
Die Höhe des Canalis semicircularis externus (C. s. ex.)	0·20 „
Das Lumen desselben nahe der Basis	0·20 „

Das Skelet erscheint nur in Form der schon vorher beschriebenen Zellenanhäufungen, die in diesem Stadium schärfer hervortreten; keine Spur von eigentlichem Knorpelgewebe.

Topographie der Kopfgebilde. Bevor ich zur Beschreibung der Gestaltung der Skeletelemente der zwei ersten Kiemenbogen und der periotischen Kapsel übergehe, welche auf dieser Entwicklungsstufe höchst wichtige Details aufweisen, scheint es mir am Platze zu sein, Einiges über die Topographie der embryonalen Kopfgebilde im Allgemeinen zu schildern.

Nervengebilde. Das erste Paar steigt nach unten an beiden Seiten der medianen Linie, um in Beziehung zu dem Epithel der Geruchsgruben zu treten. Der Trigeminus tritt aus dem Nachhirn fast in der Höhe der Augen heraus, und bildet gleich das beträchtlich entwickelte Ganglium Gasseri (Fig. 5, 5 A u. 21 A, G. G.). Dieses Ganglion liegt nur circa 0·20 vor der Austrittsstelle des fünften Nervens, unterhalb und nach hinten vom Auge (Fig. 5 u. 5 A. O.) von innen zu von der Jugularis begrenzt (Fig. 5 u. 5 A, Sagittalschnitte Ju.).

Aus seiner vorderen Convexität entspringen seine drei Aeste. Von diesen zieht der erste gegen das Auge zu; der zweite verläuft direct nach vorne in den Orbitalfortsatz des ersten Kiemenbogens, auf einer geraden Strecke von 1·10 Mm. (Fig. 5 A und 20 A: V^2); der dritte wendet sich in schiefer Richtung nach unten und aussen und verläuft längs des ersten Kiemenbogens (Fig. 5 A V^3, Fig. 20, 20 A, 21, 21 A: V^3).[1]) Nachdem er sich bis zu einer Entfernung von 1 Mm. der Medianlinie gelangt, theilt er sich dorsalwärts von dem Meckel'schen Fortsatze in drei Zweige: der eine verläuft direct nach aussen, der andere setzt sich entlang der Aussenseite des Meckel'schen Zellenstranges

[1]) Die Figuren stellen frontale Schnitte dar; die mit A bezeichneten entprechen weiter nach hinten gelegenen Ebenen.

nach vorne fort, um dann gegen die Oberfläche des ersten Kiemenbogens sich der Beobachtung zu entziehen; der dritte endlich, zu welchem die Chorda tympani hinzutritt, zieht an der inneren Seite des genannten Stranges nach vorne. (Vergl. Fig. 5 A, wo der Mandibularbogen mit Mn. und die Chorda tympani mit Ch. ty. bezeichnet ist.)

Der siebente Nerv tritt aus einer Stelle des Nachhirns heraus, die etwas seitlich von der Wurzel des fünften Nervens liegt. Die Entfernung zwischen dem hinteren Rande der benannten Wurzel und dem vorderen Rande des achten beträgt 0·15 Mm.

Gleich hinter dem siebenten Nerv tritt aus dem Nachhirn der achte Nerv (Fig. 5 u. 5 A, Sagittalschnitt VIII).

Die Fasern der zwei Nerven und deren Ganglien können schon in diesem Entwicklungsstadium von einander unterschieden werden.

Drei ziemlich deutlich hervortretende Ganglien finden sich vorne und oberhalb der Convexität, welche von der Krümmung des Canalis cochlearis gebildet wird.

Ein Ganglion, von ovaler Form, liegt ganz vorne (Ganglium cochleare, acusticum anticum). Das andere, mehr abgerundet und dicker, gleich hinter dem ersten (Ganglium vestibulare seu acusticum posticum). Lateralwärts von den zwei genannten, entsprechend der Verlängerung ihres Zwischenraumes, liegt das dritte, welches rundlich und kleiner erscheint, und sich von den anderen durch die Grösse seiner Zellen unterscheidet (Ganglium faciale).

Die vorderen Nervenfasern, welche ganz vorne am Nachhirn entspringen, gehören dem siebenten an, und verlaufen zwischen den zwei Ganglien des Acusticus hindurch, um ihr eigenes Ganglion zu erreichen. Die gleich hinter denselben heraustretenden Fasern verlaufen quer gegen das hintere Ganglion des Acusticus, und werden in charakteristischer Weise von den hintersten Wurzeln unten durchkreuzt, welche in einer nach vorne schiefen Richtung zu dem vorderen Ganglion des Acusticus gelangen.[1])

[1]) Damit ist der Beweis geliefert, dass die sogenannte hintere Acusticuswurzel mit der Cochlea (Nervus cochlearis), und die vordere mit dem Vorhof und den Canales semicirculares (Nervus vestibularis) im Zusammenhange stehen.

Der Facialis steigt von vorne nach hinten und von innen nach aussen, indem er die Jugularvene durchkreuzt (Fig. 5, VII). Die Chorda tympani (Fig. 24, Ch. ty.) löst sich fast rechtwinklig vom Facialisstamm (VII) ab, und verläuft nach vorne und oben von einem arteriellen Gefässast begleitet (vergl. Fig. 2, 3, 4, horizontale Schnitte; Fig. 5, 6, sagittale Schnitte; Fig. 22, 22 A, 23, frontale Schnitte : Ch. ty.).

Von den complicirten Verhältnissen, die der genannte Nerv mit dem zweiten Kiemenbogen eingeht, wird später ausführlich besprochen werden.

Die letzten Paare der Hirnnerven folgen sich in der bekannten Anordnung aufeinander.

Das Ganglion des neunten Nervens, welches gleich unterhalb der Labyrinthblase liegt, wird nach aussen von der Jugularis und nach innen von der Carotis begrenzt (vergl. Fig. 5 A); es entsendet nach oben zu in paralleler Richtung zur Carotis einen beträchtlichen Strang (Jacobson's Ast).

Gefässe. Die Vena Jugularis hat im Vergleich zu dem früheren Stadium viel an Umfang abgenommen, und erscheint in Folge des ansehnlichen Zuwachses der Gehörblase nach aussen vorgedrängt. Sie behält jedoch unterhalb der Gehörblase ein noch ziemlich erweitertes Lumen, welche Stelle vielleicht als Andeutung des künftigen Bulbus angesehen werden könnte (Fig. 22 und 22 A: Ju.).

Sie steigt seitlich von der Gehörblase hinauf, und kommt an dem Canalis semicircularis externus vorüber (vergl. die Reihe von unten nach oben der horizontalen Schnitte, die von den Fig. 1, 2, 3, 4 dargestellt sind, und die sagittalen Schnitte Fig. 5 und 6: Ju.), um dann nach innen und vorne umzubiegen und von innen her das Ganglion Gasseri zu begrenzen (Fig. 5 Ju.).

Die Carotis steigt entlang der Medianlinie an der hinteren Wand des Darmcanals (Fig. 1 Ca.); biegt sich nach aussen und hinten, und gibt in der Höhe des vorderen Endes des Canalis cochlearis einen kurzen Ast ab, welcher sich bald verzweigt (bei der Fig. 2 wurde dieser Ast der Länge nach getroffen); ein Arm steigt nach hinten (Arteria stapedialis) (Fig. 3, A. st.), der andere begibt sich nach unten und hinten und geht zwischen

Jugularis und Facialis durch (Arteria hyoidea) (Fig. 1 und Fig. 6, A. hy.). Die Arteria stapedialis durchbohrt den Annulus stapedialis, von welchem später die Rede sein wird (Fig. 4, A. st.), und theilt sich wieder in zwei Aeste, von welchen der vordere gegen das Auge zu verläuft. Auch von den complicirten Verhältnissen, welche die Jugularis und die Carotis in der seitlichen Gegend des Schädels darbieten, soll später ausführlich die Rede sein.

Die Carotis selbst, nachdem sie die erwähnten Verzweigungen abgegeben hat, wendet sich neuerdings nach vorne und innen, um hierauf nach hinten mit fast rechtwinkliger Biegung in die Schädelhöhle einzudringen, wo sie in der bekannten Weise zur Bildung des Circulus Willisii beiträgt.

Skeletelemente. Periotische Kapsel. Um die Gehörblase herum hat die Schichte der rundlichen Zellen in Vergleich zum früheren Entwicklungsstadium an Dicke zugenommen, und beträgt an der dicksten Stelle, nämlich entsprechend dem Canalis semicircularis externus (C. s. ex.) 0·20 Mm. An dem hinteren Abschnitte der Blase erscheint diese Schichte dünner, und ist kaum an der Seite des Nachhirns wahrnehmbar (Fig. 2 und 3). Keine Spur von Labyrinthfenstern.

Kiemenskelet. Mandibularer Zellenstrang. In der Dicke des ersten Kiemenbogens eingebettet findet sich beiderseits ein gut markirter Zellenstrang (Fig. 21 und 21 A : mn.). Sein distales Ende reicht nicht bis zur Medianlinie, endet aber mit einer geringen Krümmung gegen oben in einer Entfernung von 0·30 von derselben.

Die beiden Zellenstränge verlaufen parallel zum Kiemenbogen, d. i. in schiefer Richtung von hinten und oben nach vorne und unten. Die Grösse ihres Durchmessers beträgt ungefähr 0·15 Mm.; sie zeigen eine verdickte Stelle an dem Niveau des vordersten Theiles der Gehörblase.

Der dritte Ast des 5. Nervens steigt von der Convexität des Ganglion Gasseri nach unten entlang der dorsalen Seite dieses mandibularen Bogens (Fig. 21 V^3), und theilt sich in seinen drei Aesten in einer Entfernung von 0·25 Mm. vom Darmrohre, und 0·40 von Ectoderm.

Hyoidbogen. In dem zweiten Kiemenbogen verläuft der Hyoidzellenstrang an seiner äusseren Seite von dem Facialis begleitet (Fig. 21, 21 A, 22, 22 A. Hy.).

Proximale Enden der zwei ersten Kiemenbogen.

Das Verhalten der proximalen Enden der Kiemenbogen, welche die seitlichen Theile der Labyrinthkapsel erreichen, wird besser an der Hand einzelner Schnitte auseinandergesetzt.

Wir werden zuerst die horizontalen, dann die sagittalen Schnitte studiren.

Horizontale Schnittserie aus 144 Schnitten bestehend, senkrecht auf der Chorda und von unten beginnend:

Schnitt 78 (Fig. 1). — Von der Gehörblase ist nur deren hinterster und tiefster Theil getroffen, entsprechend der Anlage für die verticalen Bogengänge (Ca. v.). An ihrem vordersten Abschnitte beginnt schon das Ganglium acusticum sichtbar zu werden. Die Jugularis (Ju.) welche in ihrem grössten Sagittaldurchmesser 0·75 misst, befindet sich aussen und etwas nach vorne von der Labyrinthblase, und liegt der vorknorpeligen periotischen Kapsel an. Vorne und medialwärts der Jugularis trifft man auf drei Gefässlumina: Am vordersten die Carotis (Ca.) (Durchmesser 0·20 Mm.), weiter hinten einen arteriellen Stamm derselben (A. hy.), den man in den unteren Schnitten lateralwärts von der Jugularis verfolgen kann (Arteria hyoidea) (Vgl. Fig. 6 A. hy.); mehr nach aussen ein kleiner Ast (A. mn.), welcher die Chorda tympani, wie aus der Fig. 2 ersichtlich, in den mandibularen Bogen begleitet (Arteria mandibularis).

Der Canalis tubo-tympanicus (C. tu. ty., Fig 1) setzt sich in dem Darmcanal (Ca. i.) fort, und zeigt in einer Entfernung von 0·25 von der Medianlinie eine engere Stelle, erweitert sich dann wieder, indem er nach hinten umbiegt, und reicht mit seinem hinteren Ende, welches ungefähr 1·12 Mm. von der Medianlinie weit absteht, bis zu 0·28 vom vorderen Rande der Vena jugularis.

In dem zweiten Kiemenbogen verläuft der hyoidale Zellenstrang (Hy.), ziemlich gleichmässig dick (Dicke 0·10), parallel und seitwärts von der Tubalspalte (C. tu. ty.). Im Niveau des hintersten

Ende der Tuba legt er sich vor dem Facialisstamm (VII); weder sein distales, noch sein proximales Ende kommen in diesem Schnitt vor.

Schnitt 81 (Fig. 2). Ausser der Anlage für die verticalen Bogengänge (Ca. s.), finden wir hier die Anlage des Canalis semicircularis externus (C. s. ex.), und des Canalis cochlearis (C. coch.), und ein Stück des Ductus endolymphaticus (D. e.).

Das Lumen der Jugularis (Ju.) ist enger geworden (sagittaler Durchmesser 0·47), und das Gefäss selbst ist nach vorne gerückt, so dass sein hinterstes Rand von dem Canalis semicircularis externus beiläufig 0·12 absteht.

Das im vorhergehenden Schnitte als Arteria hyoidea beschriebene Gefäss (A. hy.) ist an der Stelle, wo es in den zur Carotis führenden Ast einmündet, den es mit der Arteria stapedialis gemein hat, getroffen. Die Arteria mandibularis ist an zwei Stellen ihres Verlaufes getroffen, und zieht lateralwärts der Chorda tympani (Ch. ty.) nach aussen zu.

Der tubo-tympanale Raum ist enger als in dem vorherbeschriebenen Schnitt, besonders gegen das Endstück zu, wo die zwei Epithelschichten untereinander in Berührung kommen (Ca. tu. ty.).

Von dem Hyoidbogen finden wir lateralwärts der Tuba (Ca. tu. ty.) und der Facialis (VII), und vor der Jugularis (Ju.) nur einen runden Abschnitt seines proximalen Ende.

Schnitt 83 (Fig. 3). Die Labyrinthblase ist vollgetroffen. Es fehlt nur die äusserste Spitze des Canalis cochlearis (Ca. coch.), der nach vorne und oben zu gewendet ist. Wir finden den ganzen Ductus endolymphaticus (D. e.), die Anlage der oberen Bogengänge (C. s. s.), des Canalis semicircularis externus (C. s. ex.), des Canalis cochlearis (Ca. coch.).

Die Jugularis bietet keine merkliche Veränderungen in ihrer Grösse und Lage (Ju.). Das hinterste Ende des tubo-tympanalen Raumes befindet sich jetzt 1·40 von der Medianlinie entfernt (Ca. tu. ty.).

Von dem kurzem, früher besprochenen Gefässaste, von welchem sich früher die Arteria hyoidea abgetrennt hatte, zweigt sich

jetzt gegen oben und hinten zu die Arteria stapedialis ab (A. st.). An ihrem hinteren Rande legt sich der Hyoidzellenstrang (Hy.) in Form eines Halbkreises mit der Concavität nach vorne. Der Facialisstamm liegt jetzt gerade hinten (VII).

Die topographischen Verhältnisse des genannten Halbkreises können durch die folgenden Maasse dargestellt werden:

Entfernung des hinteren Randes des Halbringes von dem vorderen Schenkel der äusseren Bogengänge (C. s. ex.) . . . . . 0·42 Mm.

Entfernung des hinteren Randes des Halbringes von dem Stamme des N. Facialis, kaum . . . 15 μ.

Entfernung des medialen Randes des Halbringes von der later. Wand der Labyrinthblase . . 0·25 Mm.

Entfernung des medialen Randes von der vorknorpeligen periotischen Kapsel . . . . . 0·08 „

Letztere ist also 0·17 dick.

Bei der Fig. 3 ist noch zu sehen die Chorda tympani (Ch. ty.), die Chorda dorsalis (Ch. d.), der Darmcanal (C. i.).

Schnitt 85 (Fig. 4). Die Labyrinthblase hat in ihren Dimensionen abgenommen. Der Ductus endolymphaticus ist nur an seiner Spitze getroffen (D. e.).

Der von dem Hyoidbogen um die Art. stapedialis herum (A. st.) gebildete Ring ist complet entwickelt; er hat einen Durchmesser von 0·17, und eine ziemlich gleichmässige Dicke von 0·025 Mm.; an seiner vorderen und lateralen Seite kann eine etwas dunklere runde Zellenanhäufung beobachtet werden: Annulus stapedialis (An. st.). Das arterielle Lumen ist von ovaler Form mit dem grössten Durchmesser (0·08 Mm.) nach vorne gegen die Carotis zu gerichtet. Zwischen der Peripherie des stapedialen Gefässes und dem inneren Rande des besser gefärbten Ringes ist eine Schichte von Gewebe aus blasseren oder weniger dicht aneinanderliegenden Zellen zu sehen.

Die Entfernung zwischen Arteria stapedialis (A. st.) und Carotis (Ca.) beträgt in dieser Höhe 0·22 Mm. Das hintere Ende der tubo-tympanalen Spalte reicht bis zum Niveau des hinteren Randes des Ringes, und steht von diesem circa 0·12 ab. Die Entfernung dieses Endes von der Medianlinie ist ungefähr 1·50 Mm.

Der Ring ist jetzt mittelst seiner medialen Wand mit der Anlage der periotischen Kapsel in Berührung; liegt immer vor dem VII, und der Jugularis (Ju.).

Schnitt 90. — Von den Labyrinthgebilden erscheinen hier nur der oberste Theil der verticalen Bogengänge und die Spitze des Canalis cochlearis. Zwischen diesen beiden Theilen liegen die Ganglien des Acusticus und besonders tritt das Ganglium cochlearis hervor, dessen Nervenfasern in schiefer Richtung verlaufen.

Der Facialisstamm, welcher vor der Jugularis sich befindet, zeigt lateralwärts einige grosse Ganglienzellen. Um die Arteria stapedialis ist keine Spur mehr von einem Ringe zu sehen. In dieser Höhe ist der Hyoidbogen nicht mehr zu treffen, und der Mandibulare noch nicht zum Vorschein gekommen. Das hinterste Ende des tubo-tympanalen Raumes findet sich 1·50 Mm. von der Medianlinie entfernt und nur 0·15 von der Einsenkung des äusseren Gehörganges.

Aus der Untersuchung der weiter nach oben geführten Schnitte ist bezüglich des Mandibularbogens folgendes zu bemerken:

Der Mandibularbogen in Gestalt eines Zellenstranges (von der Dicke 0·10) kommt zu Gesicht in der Höhe des obersten Theiles der Acusticusganglien, in welcher Ebene die Labyrinthblase ganz aufgehört hat.

Sein proximales Ende ist weniger deutlich markirt, und kann nach hinten nur bis zum Niveau des Endstückes des tubo-tympanalen Raumes verfolgt werden.

Wenn wir kurz das, was aus den beschriebenen horizontalen Schnitten zu entnehmen ist, zusammenfassen, können wir sagen:

Das proximale Ende des Hyoidbogens wendet sich nach oben, vorne und medialwärts, legt sich vor dem Facialis und vor der Jugularis an der hinteren Wand eines arteriellen Gefässes (Arteria stapedialis) an und weiter oben bildet es um dieses Gefäss herum einen vollständigen Ring (Annulus stapedialis). Dieser Ring stellt das proximale Ende des Hyoidzellenstranges dar, und tritt ziemlich weit nach vorne von der Anlage des Canalis semicircularis externus mit der Anlage der periotischen Kapsel in Berührung. Der stapediale Ring bietet in diesem Entwicklungsstadium keine innige Beziehung zu dem proximalen Ende des I. Kiemenbogens dar.

Die Arteria stapedialis stammt von der Carotis gemeinsam mit der Arteria hyoidea ab, welche in den zweiten Kiemenbogen nach unten verläuft.

Sagittale Schnitte. Die Prüfung einiger in sagittaler Richtung geführter Schnitte ist geeignet, die Erkenntnisse über das Verhalten des proximalen Endes des Hyoid- und Mandibularbogens zu vervollständigen.

In den mehr lateral gelegenen Schnitten kommt zuerst das proximale Ende des Mandibularbogens zum Vorschein: in den mehr medialwärts geführten Schnitten trifft man auch das proximale Ende des Hyoidbogens. Zwischen diesen zwei Gebilden beträgt die verticale Entfernung 0·70 Mm.

Sagittale Schnittreihe aus 51 Schnitten bestehend und von aussen beginnend.

Schnitt 17 (Fig. 5). Die Labyrinthblase zeigt eine Andeutung der halbzirkelförmigen Canälchen (Ca. s. s.), ferner nach vorne hin das Anfangsstück des Canalis cochlearis, und hinten einen Abschnitt des Ductus endolymphaticus (D. e.).

Ventral von der Blase bemerkt man die V. jugularis (Ju.), die der Länge nach getroffen erscheint, und die gegen oben aus dem Bereiche des Schnittes heraustritt, indem sie sich medialwärts wendet. Man nimmt auch den mehr lateralwärts gelegenen Theil des Ganglium Gasseri wahr (G. G.).

Ventral von der Vena jugularis findet sich der Facialisstamm, welcher deren Verlaufsrichtung kreuzt. Der Verlauf des achten, und theils dieser des siebenten Nervens ist durch punktirte Linien nach den nächst gelegenen Schnitten angedeutet. Vor dem Facialis ist die obere Partie des Hyoidbogens (Hy.), die nach vorne und oben gewendet erscheint; das proximale Ende biegt sich medialwärts, und wurde daher nicht von dem Schnitte getroffen.

Der tubo-tympanale Raum ist in seinem hintersten Ende getroffen. Ventral von diesem finden wir die Chorda tympani (Ch. ty.), deren Abzweigung von dem Facialisstamm in den mehr lateralwärts gelegenen Schnitten erkenntlich war. Ganz oben und vorne den lateralen Theil des proximalen Endes des mandibularen Bogens (Mn.).

Die Endstücke der beiden Bogen sind von einander durch den tubalen Raum getrennt, und beträgt ihre Entfernung 0·35.

Schnitt 20. Gut sichtbar der laterale Rand des stapedialen Ringes, welches gegen unten zu in den Hyoidbogen sich fortsetzt.

Schnitt 22 (Fig. 6). Der Stapedialring ist fast in seiner Mitte getroffen; die Arteria stapedialis kommt jedoch kaum zum Vorschein.

Unmittelbar unterhalb dem Ringe ist das Lumen des Ramus der Carotis, welcher die Arteria stapedialis und die Arteria hyoidea in sich aufnimmt, zu sehen. Man kann nach unten zu auf eine gewisse Strecke die Arteria hyoidea (A. hy.) verfolgen. Die Jugularis ist nur in ihrem unteren Theile getroffen (Ju.). Der Stapedialring (Annulus stapedialis) berührt auf eine kurze Strecke die vorknorpelige periotische Kapsel.

Das Lumen des tubo-tympanalen Raumes erscheint in Form eines spitzwinklig gebogenen Cylinders; der Scheitel kommt nach aussen und vorne zu liegen und zeigt in dieser Richtung eine kurze Spitze (Ca. tu. ty.). Dieser Schnitt (Fig. 6) trifft den Hyoidbogen an zwei Stellen seines Verlaufes: nämlich unten, bevor er sich nach oben und vorne wendet, dann wieder entsprechend dem Annulus stapedialis. Das Zwischenstück kommt in den früher beschriebenen, mehr lateralen Schnitten zum Vorschein.

Bei diesen Sagittalschnitten ist deutlich zu sehen, dass in diesem Entwicklungsstadium die proximalen Enden der zwei ersten Kiemenbogen durch eine Schichte von embryonalem indifferenten Gewebe von einander getrennt sind.

Aus der bisherigen Schilderung der Präparate, welche auf diese Entwicklungsphase, von mir als zweites Stadium bezeichnet, sich beziehen, ist folgendes ersichtlich:

I. Echtes Knorpelgewebe ist noch nicht vorhanden, die künftigen Skeletelemente sind, wie im vorher beschriebenen Stadium, nur durch nicht deutlich begrenzte Zellenanhäufungen und Zellenstränge dargestellt.

II. Der Mandibularbogen erscheint in Form eines Zellenstranges, welcher an seinem distalen Ende nur bis zu einer gewissen Entfernung von der Mittellinie reicht, und endet frei proximal mit einer unbegrenzten Anschwellung an der Seite des

Schädels, dem vorderen Theile der Labyrinthblase entsprechend. Er tritt weder zu der periotischen Kapsel, noch zu dem proximalen Ende des zweiten Kiemenbogens in Beziehung.

III. Der Hyoidbogen erscheint in Form eines Zellenstranges, welcher ungefähr dieselbe Dicke als der Mandibularbogen aufweist. Sein distales Ende geht nach vorne in unbegrenzte Zellenanhäufungen über; sein proximaler Abschnitt wendet sich zuerst ein wenig nach aussen, dann biegt er sich nach oben, vorne und innen. Das proximale Ende umgibt ein arterielles Gefäss (Arteria stapedialis), und bildet auf diese Weise einen vollständigen, aus dicht aneinanderliegenden Zellen bestehenden Ring (Annulus stapedialis), und tritt zuletzt zu der Anlage der periotischen Kapsel in Beziehung.

IV. Die Arteria stapedialis stammt mittelst einem mit der Arteria hyoidea gemeinsamen Aste von der Carotis ab.

V. Die vorknorpelige periotische Kapsel weist die grösste Dicke entsprechend der lateralen Wand der Gehörblase auf.

Keine Spur von Labyrinthfenstern ist zu bemerken.

III. Stadium.

Das erste Auftreten des Knorpelgewebes, Uebergangsstadium (Katzenembryo 2 Cm.).

Die Skeletelemente sind theils durch die Ueberreste der vorknorpeligen Anlage, theils durch echtes Knorpelgewebe dargestellt. Von Embryonen, welche dieses Stadium der Entwicklung dargeboten haben, habe ich zwei Reihen von Katzenembryonen ungefähr 2 Cm. Scheitelsteisslänge [1]) und Schweinsembryonen 3 und $3^1/_2$ Cm. Scheitelsteisslänge untersucht.

Katzenembryo 2 Cm. Scheitelsteisslänge.

Charakteristische Merkmale. Die Kiemenbogen total verwachsen. Netzhaut im Auge gefaltet. Nervus opticus misst an seiner Insertionsstelle 0·20 Millimeter. An verschiedenen Skelettheilen ist das Knorpelgewebe gut ausgebildet: lateralwärts des vorderen Abschnittes des Meckel'schen Knorpels ist schon eine Knochenlamelle des Dentalis aufgetreten. Die Labyrinthkapsel

[1]) Obwohl diese Katzenembryonen alle ungefähr 2 Cm. lang waren, haben einige von diesen etwas mehr vorgerückten Entwicklungsgrad gezeigt.

in ihrer hinteren Partie deutlich knorpelig; die Cochlea zeigt mehr als $1^1/_2$ Windung; der Ductus endolymphaticus besitzt an seinem Ende eine ausgesprochene Erweiterung (Frontaldurchmesser 0·20 Mm.). Der Sinus petrosus superior, der ihr nahe steht, hat ein Lumen von 0·12 Mm. Das Lumen des Canalis reuniens superior ist bedeutend enger geworden und misst jetzt circa 10 μ.

Topographie der Kopfgebilde. Gefässe. Die embryonalen Kopfgebilde weisen schon eine bemerkenswerthe Umgestaltung auf, so dass die hauptsächlichsten topographischen Verhältnisse jenen, die sich beim erwachsenen Thiere vorfinden, ähnlich sind. Darum, und aus diesem Grunde, weil uns die Behandlung des Gegenstandes von dem Bereiche unserer Untersuchungen zu weit führen würde, halte ich es für nicht angezeigt, in eine ausführlichere topographische Darstellung einzugehen.

Ich kann jedoch nicht umhin, auf eine merkwürdige Veränderung in der Anordnung des Gefässverlaufes hinzuweisen.

Die Jugularis, die wir früher als ein verhältnissmässig mächtiges Gefäss, an der Seite und hinter dem Facialis verlaufend, kennen gelernt haben, ist jetzt fast gänzlich verschwunden (vergl. Fig. 7 und 8).

An ihrer Stelle finden wir ein kleines Gefäss, welches sich von unten herauf nur bis zur Höhe des ovalen Fensters verfolgen lässt (Fig. 8 V).

Auch die Carotis hat in ihrem Verlaufe eine beträchtliche Modification erlitten: Die weitere Ausbildung der Pars cochlearis der Gehörkapsel hat die Carotis ganz nach vorne gedrängt; überdies hat sich ihr Lumen sehr verengert. Die Arteria stapedialis (Fig. 8, A. st.) zweigt sich direct von der Carotis ab, deshalb weist sie eine beträchtliche Länge auf.

Skeletelemente. Histologische Beschaffenheit und Terminologie. Bezüglich der Skeletelemente finden wir in diesem Stadium die verschiedensten Entwickelungsstufen des Knorpelgewebes vertreten, von den Zellenanhäufungen angefangen, welche in den vorhergehenden Stadien ausschliesslich vorhanden waren, bis zu dem ausgebildeten Knorpelgewebe. Dieses Stadium, wo schon Knorpel eintritt und die vorknorpelige

Anlage noch nicht vollkommen ist, wurde von mir auch als Uebergangsstadium bezeichnet.

Aus der verschiedenen Anordnung der Zellen und der verschiedenen Intensität der Färbung mittelst Hämatoxylin sind wir im Stande, ein hinreichend genaues und wohl schätzenswerthes Kriterium über die Zeit der Entwicklung der einzelnen Skelettheile zu gewinnen.

Wir können drei verschiedene Entwicklungsphasen des Knorpelgewebes unterscheiden, obwohl die ganze Reihe der Zwischenstadien beobachtet werden kann.

1. Gewebe vollkommen identisch den Zellenanhäufungen, welche die Skeletelemente bei den Embryonen der früheren zwei Stadien darstellt. Zellen klein, Kern relativ gross oder körniger Inhalt, geringe Menge von Protoplasma; Intercellularsubstanz gering oder auch nicht wahrnehmbar. — Die Zellen sind dicht aneinander gedrängt. — Die Zellsubstanz sticht durch intensivere Färbung von dem umgebenden Gewebe deutlich ab. — Die Bezeichnung vorknorpeliges wird für dieses Gewebe auch im Nachfolgenden beibehalten werden.

2. Zellen grösser, Protoplasma reichlicher; Intercellularsubstanz in geringem Maasse schon aufgetreten; sie färbt sich noch mit Hämatoxylin, jedoch weniger als die Zellkerne. Das Knorpelgewebe dieser Entwicklungsphase sei als unreifer Knorpel bezeichnet.

3. Das Gewebe bietet das Aussehen eines ausgebildeten Knorpels: Zellen gross und mit deutlich ausgesprochener Kapsel, Intercellularsubstanz reichlich vorhanden, von hyaliner Beschaffenheit und sich mit Hämatoxylin kaum färbend. Obschon dieses Gewebe durch eine besondere Grenzschichte in das umgebende indifferente Gewebe übergeht, und relativ reich an Zellen ist, halte ich es für zweckmässig, die Bezeichnung „reifer Knorpel" zu wählen, mit Rücksichtnahme auf die zwei vorausgehenden Phasen.

Durch die Messung der Grösse der Zellen und ihrer wechselseitigen Entfernung, wollte ich oft versuchen, einen Anhaltspunkt ausfindig zu machen, um die verschiedenen Reifegrade des Knorpelgewebes feststellen zu können.

Da aber an einer bestimmten Stelle eines und desselben Gewebes, sowohl die Grösse der Zellen als auch deren Entfernung voneinander verschieden sind (was auch aus dem interstitiellen Wachsthum des Knorpels vorauszusehen war), so scheint es geeignet und viel sicherer, als Classificationscriterium den Färbungsgrad und das von dem Gewebe dargebotene Aussehen festzustellen. Ich will eigentlich betonen, dass der Hauptunterschied zwischen der vorknorpeligen Anlage und dem Knorpel in dem Vorhandensein der Intercellularsubstanz und zwischen dem unreifen und dem reifen Knorpel in dem Verhalten der Intercellularsubstanz gegen Hämatoxylin besteht.

Wenn der unreife Knorpel sich zu zeigen beginnt, sind gewöhnlich die einzelnen Skeletabschnitte den künftigen Gelenken entsprechend voneinander getrennt.

Diese Abschnitte sind in ihrem ganzen Umfange von einer Schichte von Zellen umgeben, die einen allmäligen Uebergang von den wahren Knorpelzellen zu den embryonalen Bindegewebszellen darstellen.

Die Intercellularsubstanz wird gegen die Peripherie spärlich, und nimmt eine stärkere Färbung an (Fig. 11, St. l.); das Zellenprotoplasma nimmt ab, die Zellen werden mehr oval bis spindelförmig, ordnen sich in parallelen Reihen an, und erhalten zuletzt das Aussehen der eigentlichen embryonalen Bindgewebszellen.

Diese Uebergangzone ist breiter bei den von mir als Unreif bezeichneten Knorpeln; mit dem Reifwerden des Knorpelgewebes nimmt sie in ihrer Dicke ab, und die sie zusammensetzenden Zellen werden länglich, spindelförmig (die Anlage des Perichondrium). Die Uebergangzone wird von mir als Grenzschichte bezeichnet werden.

Wichtige Veränderungen sind in dieser Entwicklungsperiode auch in dem Gewebe, welches die Skeletelemente umgibt, aufgetreten.

Lateralwärts von dem vordersten Theil des mandibularen Knorpels, ist auf eine kurze Strecke eine knöcherne Lamelle, die Anlage der Mandibula (Unterkiefer, Os dentale) zu sehen. Sie ist aus directer Umwandlung des mesoblastischen Gewebes entstanden (Deckknochen).

Das interstitielle Gewebe ist in Begriff faserig zu werden.

Periotische Kapsel. Während die Skeletelemente der Schädelbasis schon den Charakter des reifen Knorpels angenommen haben, müssen wir indessen bei der periotischen Kapsel die vordere untere Partie (Pars cochlearis) von der hinteren oberen (Pars canalium semicircularium) streng unterscheiden. — Während diese letztere echt knorpelig aussieht, ist das Gewebe an dem vorderen Theil in seiner Entwicklung bedeutend zurückgeblieben und bietet das Aussehen eines unreifen Knorpels. Die Grenzen der Knorpellamelle, welche die Cochlea in sich aufnimmt, sind an der tympanalen Seite ziemlich deutlich zu erkennen. — An der Labyrinthseite indessen gehen sie allmälig in das Gewebe über, welches den Canalis cochlearis umgibt.

An einer bestimmten Stelle sogar ist die cochleare Kapsel noch nicht knorpelig geworden, nämlich die Intercellularsubstanz ist so spärlich vorhanden, dass das Gewebe als ein Zwischenstadium zwischen der vorknorpeligen Skeletanlage und dem unreifen Knorpel angesehen werden könnte. Diese Stelle entspricht der Gegend der künftigen ovalen Fenster, nimmt auch das Promontorium und gegen unten zu die ganze laterale vordere Partie der Kapsel ein, indem allmälig die übrige knorpelige cochleare Lamelle in die Kapsel übergeht. — Gegen oben und hinten zu kann man indessen ein ganz bestimmtes Raphe bemerken, welches auf die Grenze zwischen dem capsularen Theile der Schnecke und demjenigen der Bogengänge hindeutet.

Bei diesem Stadium der Entwicklung ist also keine Spur des runden Fensters zu sehen; die noch nicht knorpelige Anlage der cochlearen Lamelle zieht continuirlich an dieser Stelle vorüber.

Dem ovalen Fenster entsprechend, erscheint das Gewebe bei einer ersten Reihe von Embryonen von Katzen 2 Ctm. durch das Anlegen des medialen Randes des Annulus stapedialis gegen das Labyrinth zu einfach hineingedrängt. Bei der zweiten Reihe von Embryonen, mehr in der Entwicklung vorgerichtet, differenzirt sich die Stelle der capsularen Wand, welche den medialen Rand des Annulus stapedialis in sich aufnimmt, rundherum von den übrigen Theilen der periotischen Kapsel, und bildet eine Platte, mit einer Concavität, welche dem medialen

Rande des hier anliegenden Ringes entspricht (Lamina stapedialis, Fig. 7 u. Fig. 8, L. st.). In jener Lamelle, wo die Zellen in fast concentrischer Reihe zu dem Ringe selbst angeordnet erscheinen und die Intercellularsubstanz noch nicht deutlich zu beobachten ist, können auch bei schwacher Vergrösserung zwei Schichten unterschieden werden: die eine tympanale, weniger gefärbt und mit dem Ringe in Contact tretend; die andere labyrinthische intensiver gefärbt, und einen Theil der inneren Oberfläche der Kapsel darstellend.

Die tympanale Schichte verdankt ihre schwache Färbung der geringeren Färbung ihrer Kernfiguren. Die Differenzirung der Lamina stapedialis von der übrigen Wand der Kapsel erscheint in diesem Entwicklungsstadium von der Anordnung der Zellen bedingt.

Skeletelemente der Kiemenbogen. Auch in den Skeletelementen der zwei ersten Kiemenbogen sind in diesem Entwicklungsstadium wichtige Veränderungen eingetreten.

Mandibularbogen. Der Mandibularbogen bietet durch eine grosse Strecke hin das Aussehen des reifen Knorpelgewebes. — Seine vorderen Abschnitte bilden eine schwache, gegen unten convexe Krümmung, und werden lateralwärts von einer Knochenlamelle begleitet. Diese Knochenlamelle, die Anlage des Unterkiefers (Dentalis), liegt in derselben Höhe, aber in einer gewissen Entfernung von dem Meckel'schen Knorpel fast concentrisch zu diesem Knorpel gekrümmt. Zwischen dieser Lamelle und dem Meckel'schen Knorpel liegt ein Nervenstrang: der Ramus alveolaris des 5. Paares: gegen hinten zu, ungefähr in der Höhe des Ganglium Gasseri, hört dieser Knochen gänzlich auf.

Die distalen Enden des mandibularen Bogens kommen auf der Medianlinie mit einander in Berührung: sie weichen bald dann von einander ab, um bald in eine Anhäufung von gefärbten Zellen überzugehen.

Das proximale Ende des knorpeligen Bogens bildet [illegible] aussen an einer Stelle an, welche dem vorderen Theil der Labyrinthblase entspricht, setzt sich dann innen in eine Gewebsmasse, welche an ihren verschiedenen Seiten verschiedene Entwicklungsgrade darbietet. In einem [illegible]

schon die Formen des Hammers und des Ambosses erkennen. Der Hammer- und Amboskörper sind knorpelig, und von einander schon zum Theile, durch die betreffende Grenzschichte, den künftigen Gelenkoberflächen entsprechend getrennt. Der Knorpel des Hammerkörpers zeigt dieselbe Entwicklungsphase wie der Meckel'sche Knorpel.

Das Gewebe des Amboskörpers hat indessen ein etwas mehr junges Aussehen.

Der obere Abschnitt des Hammergriffes und des langen Ambosschenkels und der grösste Theil des Processus brevis des Ambosses sind nur durch die vorknorpelige Anlage, d. i. einfache Zellenanhäufungen dargestellt.

Selbstverständlich finden sich in allen diesen Theilen eine ganze Reihe von Zwischenstufen der Entwicklung. In Betreff der Form der in Rede stehenden Knöchelchen bei solchen 2 Cm. langen Embryonen halte ich es für nicht angezeigt, mich in nähere Details einzulassen, denn schon in diesem Stadium beginnen die morphologischen Charaktere des erwachsenen Individuums sich geltend zu machen.

Hyoidbogen. Der knorpelige Hyoidbogen als Product aus dem zweiten Kiemenbogen ist in seiner Entwicklung weit hinter dem Mandibularbogen zurückgeblieben. Nicht nur sein Gewebe sieht als unreifer Knorpel aus, sondern auch seine Dicke, die im vorhergehenden Stadium gleich jener des Mandibularbogens war, beträgt jetzt nur die Hälfte dieses letzteren.

Ueberdies ist er nicht in seiner ganzen Ausdehnung knorpelig geworden.

Der unmittelbar unterhalb des Annulus stapedialis gelegene Theil hat die histologischen Charaktere der vorknorpeligen Anlage beibehalten.

Vorne vereinigen sich mit dem Körper des Os hyoideum (Basi-hyalis) die leicht angeschwollenen distalen Enden. Indem der knorpelige Bogen nach hinten zieht, verschmälert er sich in seinem Mitteltheile, wendet sich, wie im vorigen Stadium, zuerst ein wenig gegen aussen, dann gegen oben, vorne und medialwärts, verliert aber die knorpelige Beschaffenheit bevor er — ungefähr 0·08 Mm. von der Ursprungsstelle aus dem Facialisstamm

der Chorda tympani — direct vor dem siebenten Nerv zu liegen kommt.

In diesem Stadium liegt das knorpelige Ende des hyoidalen Bogens circa 0·45 Mm. von dem lateralen Ende des Annulus stapedialis entfernt.

Das knorpelige Endstück verlängert sich nach oben zu in Form eines Zellenstranges, der sich durch eine Verbreiterung mit dem lateralen Rande des stapedialen Ringes und unteren Ende des Processus longus des Ambosses in Verbindung setzt (Fig. 8, Hy.). Im Verlaufe dieses Stranges sind auf einer kleinen Strecke hin die ihn zusammensetzenden Zellen weniger durch Hämatoxylin gefärbt und weniger dicht aneinander gedrängt, so dass es den Anschein hat, als ob sie sich mit den Zellen des umgebenden Gewebes vermischen würden.

Annulus stapedialis. Der Stapedialring, welcher dadurch nicht mehr in directer Beziehung zu dem Hyoidbogen steht, ist schon in inniges Verhältniss mit den Derivaten des ersten Bogens, und zwar mit dem gegen unten zu hingewachsenen langen Ambosschenkel, getreten. Das Gewebe des Ringes hat das Aussehen eines unreifen Knorpels (Fig. 7, An. st.). In Folge des Schwindens der Vena Jugularis, die im früheren Stadium den Ring hinten begrenzt hatte (vergl. Fig. 4, V. Ju. und Fig. 8, V. Ju.), und wegen des Wachsthums nach vorne der Labyrinthblase, erscheint der Annulus stapedialis gegen hinten gerückt. Die Entfernung seines hinteren Randes von der vorderen Wand der knorpeligen Kapsel des äusseren Bogenganges beträgt jetzt nur 0·20 (vergl. Fig. 4 und Fig. 7).

Wie in dem vorigen Stadium, ist der Ring derart geneigt, dass der hintere und laterale Rand am tiefsten zu liegen kommt. Die Arteria stapedialis, welche durch den Ring hindurchgeht (vergl. Fig. 8), ist viel dünner geworden, und kann nur eine kurze Strecke über den Ring verfolgt werden.

Der lange Ambosschenkel befindet sich mit seinem knorpeligen Ende in einer gewissen Entfernung von dem lateralen Rand des Ringes, mit der noch nicht knorpelig gewordenen Spitze schon mit diesem Rande in Berührung.

Der mediale Rand des Ringes ist an der periotischen Kapsel nicht mehr einfach anliegend, er hat sich vielmehr zum grössten Theile in das Gewebe hineinvertieft. Auch bei diesem eingedrungenen Theile treten die Contouren durch das Vorhandensein der sogenannten Grenzschichte deutlich hervor (Fig. 7 und 8, An. st.).

Schweinsembryonen. Die von mir untersuchten Schweinsembryonen, 3 und $3^1/_2$ Cm. Scheitelsteisslänge, entsprechen einer etwas weiter vorgerückten Entwicklungsstufe. Das Knorpelgewebe bietet überall ein ziemlich reifes Aussehen dar; das Bindegewebe ist schon faserig geworden. Durch die vorknorpelige Anlage ist nur das Stück des Hyoidbogens unmittelbar unterhalb des Stapedialringes und die äusserste Spitze des langen Ambosschenkels dargestellt. Die ganze periotische Kapsel ist schon knorpelig geworden; die Lamina stapedialis ist rund herum differenzirt. Das runde Fenster erscheint relativ sehr breit; zwischen seinen Rändern, deren der untere nicht so deutlich als der obere begrenzt ist, ist keine Spur einer Anlage der entsprechenden Membrana zu sehen.

Aus der bisherigen Schilderung der Präparate, welche auf Katzenembryonen, 2 Cm. Scheitelsteisslänge und Schweinsembryonen, 3 und $3^1/_2$ Cm. Scheitelsteisslänge (III. Entwicklungsstadium), sich beziehen, ist folgendes ersichtlich:

I. Die Skeletelemente sind in diesem Stadium:

a) theils von einfachen Zellenanhäufungen (vorknorpelige Anlage),

b) theils von echtem Knorpelgewebe dargestellt. Der Deckknochen, welcher den Unterkiefer darstellt, ist schon erschienen.

II. Das Knorpelgewebe, welches die meisten Skeletelemente vertritt, wird durch das Vorhandensein einer Intercellularsubstanz charakterisirt. Nach dem Reichthum an Intercellularsubstanz kann man einen unreifen Knorpel, welcher an die vorknorpeligen Zellenanhäufungen durch seine histologische Beschaffenheit erinnert, und einen reifen Knorpel unterscheiden. Von der vorknorpeligen Anlage bis zum reifen Knorpelgewebe ist ein allmäliger Uebergang zu bemerken.

III. Die periotische Kapsel bietet in ihrer hinteren oberen Partie (Pars canalium semicircularium) das Aus-

sehen von ziemlich reifem Knorpelgewebe; ihre vordere untere Partie (Pars cochlearis et vestibularis) ist noch nicht knorpelig geworden.

IV. Die Stelle der Labyrinthkapsel, an welcher der mediale Rand des Stapedialringes (Annulus stapedialis) anliegt, differenzirt sich später rund herum durch die Anordnung der sie zusammensetzenden Zellen von der übrigen Wand, und bildet somit eine noch nicht knorpelige Lamelle, welche den obgenannten Rand in sich aufnimmt (Lamina stapedialis). In diesem Entwicklungsstadium ist auch das breite runde Fenster zu sehen.

V. Der Mandibularbogen ist in Form eines knorpeligen Cylinders vorhanden; die distalen Enden stossen in der Mittellinie zusammen; aus den proximalen Extremitäten entwickeln sich Hammer und Ambos, noch nicht ganz getrennt. Der Hammergriff und die beiden Ambosfortsätze sind noch nicht knorpelig geworden.

VI. Der Hyoidbogen ist dünner als der Mandibulare; das distale Ende ist in Beziehung mit dem Os hyoideum getreten. Ein Stück, unmittelbar unterhalb dem proximalen Ende, ist noch immer durch einen Zellenstrang vertreten. Das proximale Ende bildet den stapedialen Ring (Annulus stapedialis), welcher in das Gewebe der Lamina stapedialis hinein vertieft erscheint.

VII. Die Topographie der Kopfgebilde ist nunmehr der Topographie des erwachsenen Thieres ähnlich; die bereits sehr dünn gewordene Arteria stapedialis stammt jetzt unterhalb dem vorderen Theile der periotischen Kapsel, direct von der Carotis ab.

IV. Stadium.

Die knorpeligen Skeletelemente. (Menschliche Embryonen.)

Die Skeletelemente der Kiemenbogen und der periotischen Kapsel sind alle von Knorpelgewebe dargestellt; die Verknöcherung dieser Elemente ist noch nicht aufgetreten, ausgenommen am distalen Ende des Mandibularbogens.

Bei den Katzenembryonen haben wir die allerersten Anlagen der Gehörknöchelchen untersucht, und constatirt, dass Hammer und Ambos aus dem ersten Kiemenbogen, der Stapedialring aus

dem zweiten, die Lamina stapedialis aus der Labyrinthwand hervorgehen.

Für das Stadium der vollständigen Verknorpelung dieser Theile ist es viel geeigneter, sich menschlicher Embryonen zu bedienen, weil der morphologische, für das erwachsene Individuum charakteristische Typus der Gehörknöchelchen schon aufzutreten beginnt.

In dieser Beziehung sind die Vergleiche, welche sich zwischen Embryonen verschiedener Thierspecies (Schwein, Kaninchen, Hunde und Mäuse) anstellen lassen, sehr lehrreich zur Unterscheidung der allgemeinen Entwicklungsvorgänge von den speciellen bei den Thieren einer und derselben Gattung. Für das Studium dieses Entwicklungsstadiums habe ich eine Reihe von menschlichen Embryonen (4, 4½, 5, 7½, 8, 10), dann Schwein-, Kaninchen- und Mäuseembryonen angewendet.

Menschliche Embryonen 4 und 4½ Cm. Scheitel-Steiss-Länge.

Die jüngsten von mir untersuchten menschlichen Embryonen waren 4 und 4½ Cm. lang.

Obwohl der eine etwas mehr als der andere in der Entwicklung vorgerückt war, sind überhaupt keine merkbaren Verschiedenheiten in dem Aussehen der einzelnen Skelettheile zu constatiren; und nur die Lamina stapedialis weist ein verschiedenes Verhalten in beiden Embryonen.

Charakteristische Merkmale. Im Auge sind schon die Stäbchen der Netzhaut deutlich zu erkennen. Der Ductus cochlearis hat schon seine Windungen vollbracht; er erscheint jedoch immer in Form eines einfachen Schlauches, und seine Epithelschichte ist an der gegen das Gehirn zu gewandten Wand am dicksten. Keine Spur von Knorpelgewebe an der Stelle des künftigen Modiolus. Der Sacculus misst in seinem grössten verticalen Durchmesser 0·40 Mm., der Canalis reuniens Henseni 0·05 Mm., wovon 0·02 auf die mediale, 0·01 auf die laterale Wand, und 0·02 auf die Höhlung fallen. — Verknöcherungspunkte des primordialen Skeletes sind schon im Sphoenoideum posterius und Basi occipitale zu sehen. Die meisten Deckknochen sind schon aufgetreten.

Histologische Beschaffenheit. Das Gewebe der Kiemenbogen und der periotischen Kapsel bietet fast überall das Aussehen des reifen Knorpels. Die Intercellularsubstanz ist reichlich vorhanden; die Zellen sind gross und lassen eine deutliche Kapsel um sie erkennen. Als Grenzschichte des Knorpels finden wir jetzt keine Uebergangszone von Knorpelzellen zu Bindegewebszellen mehr, sondern eine faserige Schichte mit spindelförmigen Zellen, die eigentliche Anlage des Perichondriums. Das Bindegewebe ist auch faserig geworden; seine Zellen jedoch sind immer rundlich und mit kurzen Fortsätzen versehen.

Die Nervenfasern sind in diesem Stadium schwer von der faserigen Grundsubstanz zu unterscheiden.

Die Muskelfasern lassen sich durch regelmässige Streifen und Zellenreihen und durch ihre rothe Färbung (Eosin) erkennen.

Die intensiv roth mit Eosin gefärbten Deckknochen treten auf dem mit Hämatoxylinblau gefärbten Felde sehr scharf hervor; auch mit schwacher Vergrösserung können ihre topographischen Verhältnisse ohne Schwierigkeit durch die Reihe der Schnitte verfolgt werden.

Die Deckknochen welche sich sehr oft in Beziehung zu einem bestimmten Knorpelstück bringen lassen, erscheinen zuerst in Form einer Lamelle, inmitten des mesodermatischen Gewebes, und in einer gewissen Entfernung von dem betreffenden Knorpel. Die knöcherne Lamelle ist in der Regel gekrümmt und weist in den meisten Fällen eine der convexen Fläche des Knorpels zugewendete Concavität auf. Die Zellen des Bindegewebes, welche sich zu Osteoblasten umwandeln, zeigen zuerst um sie herum einen lichteren Saum, sind wenig aneinander gedrängt, verlieren ihre Fortsätze und werden allmälig in einer eosinophylen Intercellularsubstanz eingebettet.

Periotische Kapsel. Die in diesem Stadium ganz knorpelig gewordene periotische Kapsel, zeigt an ihrer lateralen Wand die zwei Labyrinthfenster, und an ihrer medialen Wand eine grosse Lücke, den künftigen Ductus acusticus internus.

Die periotische Kapsel ragt auf einer gewissen Strecke nach vorne ganz frei mit ihrem rundlichen vorderen Ende hervor; gegen hinten zu verschmilzt die mediale Wand mit den Sphoenoideum

anterius, und noch weiter hinten verschmilzt der untere Abschnitt dieser Wand mit dem Sphoenoideum posterius und occipitale. Spuren einer Raphe sind an den letzteren Verschmelzungsstellen zu bemerken.

Die Kapsel kann als aus einem vorderen und unteren, welcher die häutige Cochlea und den Sacculus aufnimmt (Pars cochlearis), und einem hinteren Theil, welcher die Bogengänge einschliesst (Pars canalium semicircularium), zusammengesetzt betrachtet werden.

Der vordere Theil ist eine ovale Schale mit dem in verticaler Richtung etwas schief nach innen gerichteten grössten Durchmesser, und wird aus einer knorpeligen ziemlich gleich dicken Lamelle gebildet, welche den grössten Theil des Ductus cochlearis, die Ganglien und die Faser des Nervus cochlearis, alles in embryonalem Bindegewebe eingebettet, aufnimmt.

Der viel massivere hintere Theil stellt bereits eine Knorpelmasse dar, in welcher die respectiven Bogengänge eingebettet erscheinen. Seine Gestalt wird durch das Vorhandensein eines knorpeligen Fortsatzes unregelmässig, welcher von dem hinteren oberen Abschnitte der lateralen Oberfläche abgeht, sich lateralwärts hinstreckt, indem er in einer Art Rinne den kurzen Ambosschenkel aufnimmt (Processus perioticus posterior[1]).

Der vordere Theil der periotischen Kapsel ist seinerseits mittelst einer knorpeligen Lamelle in einem oberen grösseren Abschnitte, welcher den grössten Theil des spiralförmigen Ductus

---

[1]) Nach Beobachtungen, welche hauptsächlich auf spätere Entwicklungsstadien sich beziehen, und über deren Ergebnisse ich mir in einer anderen Arbeit ausführlich zu sprechen vorbehalte, wären drei knorpelige Fortsätze zu unterscheiden, welche aus der lateralen Wand der periotischen Kapsel gegen das künftige Mittelohr zu wachsen; nämlich:

1. Processus perioticus superior, welcher nebst einer knöchernen Lamelle des Os squamosum zur Bildung des sogenannten Tegmen tympani beiträgt.

2. Processus perioticus posterior, welcher mit dem Reichertschen Knorpel zuerst in faserige Verbindung tritt, dann mit letzterem knorpelig verschmilzt (Processus styloideus Politzer).

3. Processus perioticus inferior, welcher sich zuletzt entwickelt, und theilweise den Boden der Paukenhöhle bildet.

cochlearis aufnimmt (eigentliche Pars cochlearis), und einem kleineren unteren-hinteren, welcher den Sacculus und das Anfangsstück der cochlearen Basalwindung in sich aufnimmt (Pars vestibularis), gesondert.

Solche Lamelle weist eine, derjenigen des Ductus cochlearis ähnliche, Entwicklungsart auf.

Wie bekannt, entwickelt sich der Ductus cochlearis, während er gegen hinten in Verbindung mit dem Sacculus mittelst dem Canalis reuniens inferior bleibt, direct nach vorne sich auf einer gewissen Länge hinstreckend, um sich später gegen oben, aussen und hinten umzubiegen, und somit seine Spiralwindungen anzufangen. — Die knorpelige Lamelle des Cochlearistheiles, welche die Windungen an der tympanalen Seite begrenzt, ist mit der übrigen Kapsel gegen hinten und unten nicht verschmolzen, sondern erscheint, entsprechend dem Zwischenraume, welcher zwischen den höheren Spiralwindungen und dem Sacculus sammt dem Anfangsstücke der Basalwindung sich befindet, nach vorne und oben fast hineingebogen. Die in Rede stehende Lamelle setzt sich dann in einer vorspringenden Linie fort, welche, spiralförmig aus der inneren Wand der Kapsel abgehend, die einzelnen Windungen des Ductus cochlearis trennt. Diese Linie nimmt allmälig an seiner Höhe ab, je mehr sie sich dem oberen Theil der Cochlea nähert.

Bei den obgenannten menschlichen Embryonen ist zwischen der zweiten und dritten Windung kaum eine Spur dieser vorspringenden Linie zu sehen. An der Stelle, wo die äussere Wand sich gegen das Innere der Cochlea umwendet, befindet sich zwischen derselben und dem übrigen Theil der Kapsel eine deutliche Raphe.

Es bleibt somit eine den häutigen Sacculus und das Anfangsstück der Basalwindung enthaltende Höhle, welche weder nach vorne, noch nach hinten geschlossen ist, da der Sacculus mittelst dem Canalis reuniens inferior mit dem Ductus cochlearis und mittelst dem Canalis reuniens superior mit dem Utriculus (Alveus communis canalium semicircularium) in Verbindung steht. Diese Höhle stellt die vestibulare Höhle dar.

Es ist wichtig, die Gegenwart der beschriebenen Raphe zwischen dem hinteren unteren Theil der cochlearen Lamelle und dem oberen vorderen der vestibularen zu constatiren. Bei den Frontalschnitten erscheint diese unmittelbar oberhalb des ovalen Fensters, und könnte daher mit der oberen Differenzirungslinie der Lamina stapedialis verwechselt werden. In der Fig. 10 z. B. ist die Raphe mit dem Buchstaben *R*, die obere Peripherie der Lamina stapedialis mit *A* bezeichnet.

Ovales Fenster. — Lamina und Annulus stapedialis. (Menschl. Embryonen 4 Cm. Vergl. Fig. 9 und 10).

Die Stelle der capsularen Wand, an welcher der Stapedialring anliegt, beginnt nur gegen oben und hinten zu von dem übrigen Theil der Wand sich zu differenziren, und eine solche Differenzirung scheint wesentlich durch das Hineindringen von faserigen Elementen, besonders von der tympanalen Seite her, unterstützt zu werden. Die Differenzirung ist nur an der oberen hinteren Peripherie der Lamina zu sehen; weiter nach vorne kann man blos eine Anordnung der Knorpelzellen in parallelen, dem Rande des Annulus stapedialis concentrischen Reihen, beobachten.

Der in seiner ganzen Umrandung scharf begrenzte Annulus stapedialis hat sich in die Lamina um beiläufig die Hälfte der Dicke seines medialen Randes hineinvertieft. Der Ring ist in ähnlicher Weise zu dem, was wir bei Katzenembryonen constatirt haben, schief gerichtet, so dass sein hinterer äusserer Rand am tiefsten zu liegen kommt.

Ueberreste der A. stapedialis sind noch zu sehen.

Diese Verhältnisse sind aus der Fig. 9 und 10 zu sehen.

Fig. 9 stellt einen frontalen Schnitt dar, der hinter dem langen Ambosschenkel geführt wurde, und das Lumen des Annulus stapedialis getroffen hat. Der laterale und der mediale Rand des Ringes weisen eine ziemlich gleiche Dicke auf. Die Stelle der Labyrinthwand, an welcher der Stapedialring anliegt, zeigt noch nicht eine Differenzirung von dem übrigen Gewebe; die Raphe, welche nach oben zu in der Figur zu sehen ist, entspricht den Grenzen zwischen der vestibularen Lamelle und der Partie der periotischen Kapsel, welche die Bogengänge umschliesst. Ausser dem engen Vas perforans (Arteria stapedialis), findet

man ein Stückchen des Musculus stapedialis (M. st.), den hinteren periotischen Fortsatz (Pr. per.), den Sacculus (Sacc.), den Ductus cochlearis (D. coch.), das runde Fenster (Fen. r.) u. s. w.

Bei Fig. 10, die einen frontalen Schnitt hinter dem soeben beschriebenen darstellt, ist der Ring in der Nähe seines hinteren Schenkels getroffen; dabei bemerken wir oben, neben der beschriebenen Begrenzungslinie zwischen der vestibularen und der cochlearen Partie (R.), die Differenzirung der oberen Peripherie der Lamina stapedialis.

Wenn wir bei starker Vergrösserung den an der vestibularen Wand anliegenden Theil des Annulus untersuchen (Fig. 11), finden wir sein Gewebe aus kleinen, intensiv gefärbten Zellen gebildet und die Intercellularsubstanz ziemlich reichlich vorhanden. Die Grenzschichte des Annulus (St. l.) pflanzt sich auch zwischen Annulus und Lamina fort. Die Stelle der Kapselwand, an welcher der Ring anliegt, zeigt relativ grosse, schwach gefärbte, und mit kleinem geschrumpften Kern versehene Zellen, die fast concentrisch zu der Berührungsfläche in Reihen angeordnet sind und an der tympanalen Seite keine Grenzschichte aufweisen. Das Bindegewebe zeigt sowohl an der tympanalen als auch an der labyrinthischen Seite eine echt faserige Beschaffenheit.

Entsprechend dem hinteren Rande des Ringes, dringen diese Bindegewebsfasern von der tympanalen Seite her in das Knorpelgewebe der capsularen Wand und beginnen so an dieser Stelle die künftige Lamina stapedialis zu begrenzen.

Bei dem Embryo $4^1/_2$ Cm. Scheitel-Steiss-Länge, ist die Lamina stapedialis rund herum deutlich differenzirt; die beschriebene Raphe ist noch deutlich vorhanden.

Rundes Fenster. Das runde Fenster ist schon deutlich rund herum mit knorpeligen Rändern begrenzt. Das Promontorium endet gegen unten zu mit einer convexen Oberfläche (Fig. 9, Pr.), und vom inneren Rande dieser Oberfläche geht die Anlage der Membrana tympani secundaria ab, und heftet sich dem inneren Rande des gegenüberliegenden Abschnittes der Kapsel an. Die Anlage der Membrana wird von intensiver gefärbten, spindelförmigen oder länglichen in longitudinalen Reihen angeordneten Zellen zusammengesetzt, welche als von der Verlängerung

und der Verschmelzung des Perichondriums der inneren und äusseren Oberfläche der capsularen Wand gebildet betrachtet werden dürften.

Während jedoch an der tympanalen Seite die die obgenannte Anlage zusammensetzenden Zellen allmälig in die Zellen des Bindegewebes, welches noch den betreffenden Abschnitt der tympanalen Höhle besetzt, übergehen, scheint hingegen an der vestibularen Seite die Membrana genau begrenzt, da schon hierbei ein Resorptionsprocess angefangen hat. Das Bindegewebe der vestibularen Höhle ist grösstentheils gegen hinten zu um das Anfangsstück des Ductus cochlearis und den Sacculus (Fig. 10, Sac.) verschwunden; die Resorption reicht bereits nach hinten bis zur vorderen Wand des Utriculus.

Mandibularbogen. In diesem Entwicklungsstadium können wir bereits den vorderen grösseren Abschnitt des Mandibularbogens als Meckel'schen Knorpel, und das proximale Endstück als Hammer und Ambos bezeichnen.

Der Meckel'sche Knorpel erscheint in Form eines knorpeligen Stabes, dessen Durchmesser, welcher ziemlich constant in den einzelnen Abschnitten bleibt, durchschnittlich 0·50 Mm. misst Die distalen Enden vereinigen sich in der Mittellinie und lassen zwischen sich eine Raphe deutlich erkennen. Der knorpelige Stab steigt nach hinten zu, indem er sich etwas medialwärts umbiegt. Das proximale Ende des Meckel'schen Knorpels geht in den Hammerkörper über, und entspricht dem medialen Abschnitte des letzteren.

Hammer. Der Hammer bietet schon die Form des Hammers eines erwachsenen Menschen dar; bei selbem sind bereits die Andeutungen des kurzen und des musculären Fortsatzes zu erkennen.

Der Hammer ist von vorne, oben und aussen nach hinten, unten und innen gerichtet. Der verhältnissmässig dicke Griff erscheint concav gegen vorne; durch die schiefe Lage des gesammten Knöchelchen tritt das stumpfe Griffende mit der gegenüberliegenden Wand der periotischen Kapsel in Berührung.

Die wichtigen Beziehungen, in welchen der Hammer zu dem tubo-tympanalen Raume gelangt, werden später, — bei Gelegenheit von der Darstellung der Entwicklungsweise dieses Raumes, — ausführlich besprochen werden. Hier glaube ich nur erwähnen zu dürfen, dass die ganze Partie des Knöchelchen, welche oberhalb

des kurzen Fortsatzes liegt, von embryonalem Bindegewebe umgeben erscheint, so dass nur der Griff frei in die Trommelhöhle hineinragt, und von Epithel bedeckt wird, jedoch derart, dass das Knorpelgewebe von dem Epithelialüberzuge durch eine ziemlich gleich dicke Schichte von Bindegewebe getrennt bleibt.

Ambos. Der Ambos empfängt den Hammerkopf in einer schief von oben und aussen nach unten und innen gerichteten Furche. Die Gelenkflächen deuten bereits die Form, welche beim erwachsenen Menschen anzutreffen ist. Zwischen den zwei Knorpeln liegt eine aus länglichen Zellen bestehende intermediäre Schichte, welche als aus der Verlängerung und der Verschmelzung der Grenzschichten (Perichondria) der zwei Knöchelchen entstanden, angesehen werden kann.

Ich konnte jedoch durch sorgfältigste Prüfung der betreffenden Präparate die Ueberzeugung gewinnen, dass in beiden in Rede stehenden menschlichen Embryonen die Trennung der zwei Gehörknöchelchen noch keine vollständige war. — Es war in der That dem unteren und äusseren Theil des Gelenkes entsprechend eine Art, aus Knorpelgewebe bestehender Brücke zu beobachten, welche den Hammer- und Amboskopf direct vereinigte. — An dieser Stelle liess die besondere Anordnung der Knorpelzellen nicht einmal die spätere Trennung der Gehörknöchelchen vorhersehen.

Der Ambos bietet, so wie der Hammer, annäherungsweise die Form, welche beim Erwachsenen anzutreffen ist; auch dieses Knöchelchen, so wie der Hammer, ist schief nach innen und unten gerichtet. Der etwas von dem Hammergriff nach hinten divergirende lange Ambosschenkel steigt herunter nach innen zu, und weist eine Convexität nach vorne auf. — Das Ende des langen Ambosschenkels tritt zu dem distalen Rande des Annulus stapedialis in Beziehung, indem es sich stark nach innen in seinem untersten Stücke biegt. Die vereinigten Grenzschichten trennen die zwei Knorpelstücke von einander.

Es ist keine Spur eines getrennten knorpeligen Os lenticulare s. sylvianum zu sehen.

Der kurze Ambosschenkel wird in einer fast quergerichteten Furche der vorderen Fläche des hinteren periotischen Fortsatzes aufgenommen, und mittelst faserigen Bindegewebes fixirt.

Hyoidbogen. Der Hyoidbogen stellt die Form eines knorpeligen Stabes dar, welcher ziemlich beträchtliche Verschiedenheiten der Dicke in seinen einzelnen Abschnitten zeigt. Man kann überhaupt sagen, dass sein Durchmesser nie die Hälfte des Durchmessers des mandibularen Bogens übertrifft. Bezüglich seinem proximalen Stücke, welches als Annulus stapedialis sich ganz von dem übrigen Hyoidbogen getrennt hat, und in inniges Verhältniss zu dem langen Ambosschenkel und der Lamina stapedialis gelangt ist, war schon bei der Darstellung der Entwicklungsvorgänge der Kapsel die Rede. Das übrige proximale Stück wird von uns als Reichert'scher Knorpel bezeichnet werden.

Die distalen Enden des Hyoidbogens vereinigen sich neben der Mittellinie mit dem knorpeligen Os hyoideum. An dieser Stelle erscheint der Knorpel grösser. (Durchmesser circa 0·35 Mm.[1])

Indem der Reichert'sche Knorpel sich nach hinten und oben hinstreckt, wird er, einer mittleren Partie entsprechend, beträchtlich dünner (Durchmesser 0·22 Mm.), und auf dieser Strecke bietet auch sein Gewebe das Aussehen eines noch sehr unreifen Knorpels dar. Weiter hinten biegt sich der Knorpel nach oben, nimmt wieder an Dicke zu, und misst in seinem proximalen Endstücke 0·30.

Der Reichert'sche Knorpel steigt einem länglichen knorpeligen Fortsatze entgegen, welcher die Verlängerung nach unten des capsularen Abschnittes darstellt, welcher vorne den kurzen Ambosschenkel in sich aufnimmt; er legt sich an die mediale Seite dieses Fortsatzes, und hört mit einem stumpfen und freien Ende ungefähr in der Höhe des mittleren Abschnittes des Promontoriums auf. Die laterale Fläche des Reichert'schen Knorpels wird mittelst faserigen Gewebes mit den medialen Flächen des obgenannten Processus perioticus verbunden, und verschmilzt in späteren Entwicklungsstadien knorpelig mit diesem Fortsatze.

Deckknochen. Unter den zahlreichen Deckknochen, die im Schädel in dieser Entwicklungsperiode schon aufgetreten sind,

---

[1]) Ich darf wohl bemerken, dass, wenn die Schnitte nicht in einer genauen frontalen Ebene geführt worden sind, so wie der mandibulare als auch der Hyoidbogen von verschiedenen Dimensionen und Gestaltungen erscheinen können.

werde ich nur die berücksichtigen, welche sich in Beziehung zu den zwei ersten Skeletelementen der Kiemenbogen bringen lassen, nämlich: Os mandibulare, Os squamosum, Processus gracilis mallei und Annulus tympanicus.

Der Unterkiefer (Mandibula), das Squamosum, der Processus gracilis s. folianus mallei (langer Hammerfortsatz) stehen alle in Beziehung zu dem mandibularen Knorpel und seinen Derivaten. Der Annulus tympanicus scheint nicht nur mit dem proximalen Abschnitte des mandibularen, sondern auch mit dem proximalen Abschnitte des Hyoidbogens in Beziehung zu sein.

Os mandibulare (Os dentalis, Unterkiefer). Fig. 24. Der Unterkiefer stellt den ersten Deckknochen, welcher im Kopfe des Embryos auftritt, dar (vergl. III. Stadium). Ganz vorne neben der Mittellinie, vor der Vereinigungsstelle der zwei Meckel'schen Knorpel, erscheint der Unterkiefer in Form einer knöchernen Lamelle. Vorne an der Seite treten zwei knöcherne gekrümmte Lamellen auf, welche unten in einer Anschwellung zusammenlaufen, und somit einen spitzigen gegen oben geöffneten Winkel bilden. Die mediale Lamelle bietet eine, der äusseren convexen Flächen des mandibularen Knorpels entsprechende Concavität dar, bleibt jedoch durch eine Bindegewebsschichte von dieser Fläche getrennt (Fig. 24, Ma. La. m.).

Die laterale, in ähnlicher Weise concave Lamelle zeigt ungefähr dieselbe Höhe als die mediale (Fig. 24, Ma. La. l.). In dem spitzigen, gegen oben geöffneten Winkel, welchen die zwei Lamellen begrenzen, sind die Arteria und Nervus alveolaris (Aa. und Na.) und ganz oben die Zahnkeime (D.), welche als Ausstülpungen des epithelialen Ueberzuges des Mundes erscheinen, in einem sehr lockeren Gewebe eingebettet. Bei der Fig. 24 ist noch das Sulcus lingualis (Su. Li.) zu sehen. Weiter hinten nimmt die mediale Lamelle allmälig an Höhe ab, während die laterale fortwährend an Höhe zunimmt, und an ihren zwei Enden kolbig angeschwollen erscheint. Diese letztere Lamelle stellt den Processus coronoideus und condyloideus der Mandibula dar, und wird schon mittelst deutlich angeordneter Muskelfasern mit dem Os jugale und der künftigen Fossa zygomatica verbunden.

Der Meckel'sche Knorpel bleibt immer im Niveau des unteren Abschnittes des knöchernen Unterkiefers, in einer gewissen Entfernung von diesem. Nur auf einer kurzen Strecke habe ich bei dem menschlichen Embryo $4^1/_2$ Cm. constatirt, dass die untere, aus der Verschmelzung beider Lamellen entstandene Anschwellung in Berührung mit der vorderen äusseren Peripherie des Meckelschen Knorpels getreten war, und an dieser Stelle wegen der unregelmässigen Krümmung hätte der Knorpel als atrophisch betrachtet werden können.

Os squamosum (Fig. 25). In der frontalen Ebene des vorderen Abschnittes der periotischen Kapsel, fängt das Squamosum in Form zweier knöcherner Lamellen, welche in einen fast rechten, nach aussen geöffneten Winkel zusammenlaufen, zu erscheinen an. Die untere Lamelle (L. i. s.) bietet eine dem convexen oberen äusseren Rande des mandibularen Bogens entsprechende Krümmung dar; bleibt jedoch in einer gewissen Entfernung von diesem Rande. Die obere, fast verticale Lamelle (L. v. s.) besitzt ungefähr dieselbe Höhe wie die andere und erscheint weniger gekrümmt. Gegen hinten hin schiebt sich die verticale Lamelle allmälig mit ihrem unteren Ende lateralwärts, so dass zuletzt die zwei Lamellen einen spitzigen, medialwärts geöffneten Winkel zusammen begrenzen. Weiter hinten oberhalb der Hammer- und Amboskopfe verschmelzen die zwei Lamellen des Squamosum in eine einzige Lamelle, welche mit einer passenden Krümmung die Köpfe der Knöchelchen von aussen und oben umfasst.

In der frontalen Ebene des Amboskörpers ist keine Spur des Squamosum mehr zu sehen.

Annulus tympanicus (Fig. 25, An. ty.). Der tympanale Ring stellt den grösseren Theil eines knöchernen, zwischen den zwei proximalen Enden des mandibularen und des Hyoidbogens gelegenen Ringes dar. Der tympanale Ring fehlt der Stelle entsprechend, wo die Köpfe des Hammers und des Ambosses sich befinden, und behält nicht die gleiche Dicke in seiner Peripherie. Der Abschnitt, welcher direct unterhalb des letzten Theiles des Meckel'schen Knorpels liegt, ist der breiteste; er besitzt die Form einer dünnen, gegen oben convexen Lamelle, und fast die Breite der unteren convexen Fläche des Meckel-

schen Stabes (An. ty.). Das laterale Ende der Lamelle ist dem Knorpel näher als das mediale. Diese Lamelle hört frei nach hinten auf, bevor der Meckel'sche Knorpel (Mn.) in den Hammerkörper übergeht. Nach vorne und unten setzt sich die Lamelle in einer dünnen knöchernen, fast cylindrischen Spange fort, welche sich nach hinten krümmt, um an der medialen und oberen Seite des Reichert'schen Knorpels (Hy.) zu gelangen. An der Stelle, wo direct dieser Knorpel nach oben umbiegt, bleibt der hintere Rand des tympanalen Ringes medialwärts und vorne von ihm, um frei in der Höhe ungefähr des stumpfen Endes des erwähnten Reichert'schen Knorpels zu enden.

Die hintere Umrandung des Ringes bleibt immer in einer constanten Entfernung von dem Hyoidbogen.

Processus folianus s. gracilis mallei (Fig. 25, P. g. m.). Der lange Hammerfortsatz erscheint zuerst in Form eines schmalen knöchernen, in einer sehr kurzen Entfernung von dem Meckel'schen Fortsatze gelegenen Leistchen. Dieser knöcherne Fortsatz reicht vorne nicht bis zur vorderen Umrandung des Annulus tympanicus. Er kommt direct oberhalb des medialen Abschnittes der Lamelle, die die vordere obere Peripherie des Annulus tympanicus bildet, zu liegen. Gegen hinten behält er dieselbe Lage bezüglich des Meckel'schen Knorpels bei, und endet an der inneren Seite des vorderen Abschnittes des Hammerkörpers, unmittelbar oberhalb des tubo-tympanalen Raumes.

Der Processus gracilis tritt in kein näheres Verhältniss zu dem Hammer.

Muskeln. Der Musculus tensor ebenso wie der Musculus stapedius sind bei 4 und $4^1/_2$ Cm. langen menschlichen Embryonen deutlich differenzirt, insbesondere ihrer Anheftungsstelle an der periotischen Kapsel entsprechend.

Der Musculus tensor entspringt an einer fast horizontalen vorspringenden Linie der tympanalen Wand der periotischen Kapsel, ungefähr in der Höhe der unteren Hälfte der Mittelwindung des Ductus cochlearis und wendet sich nach hinten; seine Anheftungsstelle an der inneren Seite des Hammers ist noch nicht gut angedeutet.

Der Musculus stapedius nimmt seinen Ursprung von unten nach oben, längs einer von dem hinteren periotischen Fortsatze gebotenen Rinne, welche Rinne auch den absteigenden Facialisstamm aufnimmt.

Näheres über die topograpischen Verhältnisse, die der Musculus tensor zu diesen Nerven und zu dem oberen Endstücke des Reichert'schen Knorpels darbietet, wird später mitgetheilt werden.

Weitere Entwicklung der Gehörknöchelchen und der periotischen Kapsel. Da ich in dieser Arbeit die Entstehungsweise der Gehörknöchelchen und der periotischen Kapsel nur bis zum Anfange der Verknöcherung zu verfolgen mir vorgenommen habe, bleibt es mir nun noch übrig, um das vorliegende Thema zu vervollständigen, die Resultate der Prüfung älterer menschlicher Embryonen, die noch keine Verknöcherungspunkte in dem Skeletelemente des Mittelohres darboten, zu erwähnen.

Wir haben schon gesehen, dass bei 4 und $4^1/_2$ Ctm. langen menschlichen Embryonen die Gehörknöchelchen bereits annähernd die Form, welche beim Erwachsenen anzutreffen ist, zeigen; es ist also vorauszusehen, dass in späteren Stadien keine wichtigen Veränderungen mehr zu treffen sein werden. Ich halte nur für geeignet, einige Detailvorgänge bei der Lamina stapedialis und dem Reichert'schen Knorpel hervorzuheben.

Entsprechend der Peripherie der Lamina zertrümmern und vernichten die hineindringenden Bindegewebsfaserzüge die einzelnen Knorpelzellen. An dem centralen Theile der Lamina hingegen erscheinen die Zellen verdrängt und in' einem Zustande von beginnender Atrophie (Fig. 13). Die Lamina sieht sehr verschmälert aus.

Obschon in dieser Entwicklungsphase die Grenzschichte nicht mehr zu sehen ist, bleibt die Lamina stapedialis doch scharf von dem Annulus getrennt; die kleinen und gut gefärbten Zellen des letzteren scheinen eine rege kariokynetische Thätigkeit zu besitzen.

In weiteren Stadien ist es nicht möglich an der Basis der schon ziemlich gut ausgebildeten Stapes die Lamina deutlich zu

erkennen. Die einzelnen Theile dieses Knöchelchens nehmen allmälig Form und Verhältnisse an, wie sie bei dem Erwachsenen anzutreffen sind.

Bei der Untersuchung der entsprechenden Entwicklungsphasen bei Kaninchen-, Hund- und Mausembryonen, habe ich an der Basis des Stapes ganz deutlich die zwei sie zusammensetzenden Elemente erkannt (Annulus und Lamina), welche besonders durch die verschiedene Färbung hervortraten. In den späteren embryonalen Stadien ist eine solche Unterscheidung nicht mehr möglich.

Das Ligamentum annulare bildet sich durch Hineindringen der Bindegewebsfaser hauptsächlich von der tympanalen Seite her, der Peripherie der Lamina entsprechend. — Ich habe jedoch mich oft überzeugen können, insbesondere bei Kaninchenembryonen, dass auch ein Theil der Knorpelzellen in der entsprechenden Gegend zur Bildung des in Rede stehenden Gelenkes beiträgt. Diese Zellen platten sich ab, ordnen sich in parallelen Reihen zu der Oberfläche der Lamina, nehmen die Charaktere der Bindegewebszellen an und wandeln sich zuletzt im eigentlichen Fasergewebe um.

Reichert'scher Knorpel. Bei einem menschlichen Embryo 8 Ctm. Scheitel-Steiss-Länge habe ich das Endstück des Hyoidknorpels durch eine, von unten beginnende Reihe von horizontal geführten Schnitten verfolgt. Die Fig. 14 bis 18, welche bei fünf aufeinanderfolgenden Schnitten unternommen wurden, veranschaulichen genau die topographischen Verhältnisse dieses Knorpels. In Fig. 15 sind die Contouren des tubo-tympanalen Raumes (Ca. t. ty.), des äusseren Gehörganges (C. a. ex.), des Trommelfells (M. ty.) und des schief getroffenen Hammergriffes (M. M.) gezeichnet.

Der Vergleich der einzelnen Schnitte lässt uns erkennen, dass der Knorpel in einer Art tiefen, nach vorne offenen Furche liegt, die von der hinteren Partie der periotischen Kapsel gebildet erscheint. Der Knorpel verschmälert sich allmälig gegen oben zu; in Fig. 17 ist nur noch seine Grenzschichte vorhanden, in Fig. 18 jede Spur verschwunden. Wir treffen in diesen Figuren die faserige Verbindung der lateralen Wand des Knorpels mit

der entgegengesetzten medialen des periotischen Fortsatzes nicht, weil diese Verbindung in einem tieferen Niveau liegt.

Der VII. Nervus, welcher gegen oben seine Grössenverhältnisse nicht merklich modificirt, liegt aussen und hinten von dem Knorpel. Der Musculus stapedius, welcher oben an Dicke zunimmt, liegt hinten und etwas innen.

Bei anderen menschlichen Embryonen verschmilzt indess der Reichert'sche Knorpel unter Bildung einer Raphe mit dem Gewebe des periotischen Fortsatzes.

Die Ergebnisse der Untersuchungen über dieses IV. Entwicklungsstadium (menschliche Embryonen) lassen sich folgendermassen zusammenfassen:

I. Die Skelettheile des Mittelohres sind durch echtes Knorpelgewebe vertreten und zeigen noch keine Ossificationspunkte.

Die meisten Deckknochen sind schon aufgetreten. Die Verknöcherung beginnt in der Basis Cranii.

II. Das Knorpelgewebe ist durch grosse Zellen mit deutlich markirter Kapsel und reichlicher Intercellularsubstanz charakterisirt. Die Grenzschichte der Knorpelstücke stellt jetzt die Anlage des Perichondriums dar.

III. Der vordere Abschnitt der periotischen Kapsel wird durch Einbiegung einer knorpeligen Lamelle in eine cochleare und eine vestibulare Partie gesondert.

IV. Die Lamina stapedialis wird rund herum von der übrigen vestibularen Wand durch das Hineindringen von faserigem Bindegewebe differenzirt. Der mediale Rand des Annulus stapedialis dringt allmälig in die Lamina hinein; das Gewebe der Lamina verschmilzt theilweise mit dem Gewebe des Annulus, und erfährt theilweise einen Involutionsvorgang.

Das runde Fenster ist schon mit der Anlage der Membrana tympani secundaria zu sehen.

V. Der Hammer erscheint mit dem Ambos knorpelig partiell vereinigt, der betreffenden Gelenkfläche entsprechend.

VI. Der Reichert'sche Knorpel hat jede Beziehung zum Annulus stapedialis verloren; er tritt in faserige Verbindung mit einem absteigenden Fortsatze der periotischen Kapsel,

und verschmilzt mit diesem in einem späteren Entwicklungsstadium.

VII. Der knöcherne Unterkiefer erscheint zuerst an der lateralen Seite des Meckel'schen Knorpels in Form zweier Lamellen, welche sich nach unten vereinigen und somit einen nach oben geöffneten Winkel begrenzen. Zwischen den Lamellen sind die Arteria und Nervus alveolaris und die Zahnkeime im embryonalen Bindegewebe eingebettet.

VIII. Das Os squamosum erscheint zuerst oberhalb des Meckel'schen Knorpels in Form zweier knöcherner Lamellen, welche vorne einen rechten nach oben und aussen geöffneten Winkel bilden, und hinten in einer einzigen gekrümmten Lamelle, welche die Hammer-, Amboskopfe umfasst, sich vereinigen.

IX. Der Annulus tympanicus, welcher den Hammer-, Amboskopfen entsprechend unterbrochen ist, weist in seiner Umrandung nicht gleiche Form und Dicke auf. Sein vorderer oberer Abschnitt, welcher direct unterhalb des proximalen Stückes des Meckel'schen Knorpels zu liegen kommt, wird von einer ziemlich breiten, nach oben concaven, knöchernen Lamelle dargestellt; die übrige Peripherie wird von einer dünnen, fast cylindrischen knöchernen Spange vertreten.

X. Der Processus folianus mallei tritt in Form eines schmalen, an der unteren medialen Fläche des Meckel'schen Knorpels anliegenden Leistchens auf. Er zeigt keine directe Verbindung weder mit dem Annulus tympanicus, noch mit dem Hammer oder Meckel'schen Fortsatze; reicht vorne kaum bis zur vorderen Peripherie des Annulus und endet hinten frei an der inneren Seite des vordersten Abschnittes des Hammerkörpers.

II. Abschnitt.

Die embryonale Entwicklung des tubo-tympanalen Raumes.

Ich halte es für angezeigt, die Entwicklungsvorgänge des tubo-tympanalen Raumes hier zu schildern, indem ich alles das zusammenstelle, was darüber aus dem Studium der verschiedenen Entwicklungsperioden zu entnehmen ist.

Es ist nicht leicht, eine klare Anschauung der Topographie der Tuba in ihrem primitivsten Stadium zu gewinnen. — Die in horizontaler oder leicht von vorne nach hinten schiefer Richtung geführten Schnitte kommen in einer der beiden Kiemenbogen ungefähr parallelen Ebene zu liegen, und sind daher nicht geeignet, eine richtige Idee über die Beziehungen zwischen Tuba und der ersten Kiemenspalte zu geben.

Von den Sagittalschnitten können für diese Art von Nachforschungen nur die von der Mittellinie am weitesten gelegenen benützt werden.

Jene, welche die reflexe Partie der Kiemenbogen treffen, können uns eine Uebersicht über das Verhalten des distalen, nicht aber des proximalen Abschnittes der Spalte geben. Jedenfalls erscheint die Untersuchung der sagittalen Schnittreihe in mancher Beziehung wichtig.

Die Frontalschnitte sind es, die sich sehr gut für das Studium der Modalitäten der Tubaentwicklung eignen; am besten jene, welche etwas schief von vorne und aussen nach hinten und innen geführt, sich der Richtung des Halbmessers des Kiemenbogens nähern. So können nur Bilder der einen Seite des so winzigen Embryos zu Gesicht kommen, da die andere Hälfte in einer zu schiefen Richtung getroffen wird.

Auch die von hinten her tangential zur mesocephalischen Krümmung geführten Schnitte können uns nicht zu unterschätzende Resultate liefern.

In meiner nachfolgenden Darstellung werde ich nur die ersten zwei Kiemenbogen und die erste Spalte berücksichtigen.

Da die Kiemenbogen, wie bekannt, an den Seiten der Schädelbasis sich anheften, setzt sich der Darmcanal, den sie vorne begrenzen, beiderseits bis zu ihrer Insertionsstelle fort, und communicirt mit der ersten Kiemenspalte. Gerade die Fortsetzung des Darmcanals an der inneren Seite der zwei ersten Kiemenbogen ist für das Studium der Entstehungsweise des tubo-tympanalen Raumes von Interesse.

Es möge mir gestattet sein, um die nachfolgende Darstellung verständlicher zu machen, auf ein Schema, welches in der Fig. 19 dargestellt ist, hinzuweisen. — Ich unterscheide bei jener Strecke

des Darmcanals, die sich nach hinten zu zwischen den inneren Flächen der Bögen und der lateralen Fläche der Schädelbasis fortsetzt, einen oberen Abschnitt, von mir als mandibulare Spalte bezeichnet *(d b e)*, und einen unteren (hyoidale Spalte) *(f c e)*, jener gegen aussen von dem ersten Kiemenbogen, dieser von dem zweiten begrenzt. — Diese beiden Spalten communiciren mit der eigenen Kiemenspalte (hyomandibulare Spalte), welche zwischen den einander zugekehrten Flächen der beiden Bögen liegt. (Im Schema wird die gegen aussen geschlossene erste Kiemenspalte nur durch den Raum *a d f* dargestellt.)

So nimmt der ganze Raum in seinem Durchschnitte die Form eines mit gekrümmten und nach innen convexen Seiten versehenen Dreieckes an; die äussere obere Seite *(a d b)* würde durch den ersten *(I)*, die äussere untere *(a f c)* durch den zweiten Kiemenbogen *(II)*, die innere *(b e c)* durch die laterale Wand des Schädels (Cr.) dargestellt erscheinen.

Unter der Benennung tubo-tympanale Raum versteht man jene Höhle, welche zwischen den Kiemenbogen und der lateralen Wand des Schädels unmittelbar hinter der dorsalen Wand des Darmcanals zurückbleibt.

Bezüglich der Gestaltung scheint es mir geeignet, bei diesem Raum zu unterscheiden, eine vordere Partie, welche in den ersten Entwicklungsstadien vor dem vordersten Ende der Gehörblase und in späteren Entwicklungsperioden vor dem Hammer zu liegen kommt; eine hintere Partie, die in den ersten Stadien, bis zu dem Punkte, wo der Ductus endolymphaticus in die Labyrinthblase einmündet, und später bis zum hinteren Rande des Stapedialringes reicht. Auf die vordere Partie beziehen sich die Fig. 20, 21, 22; auf die hintere 20*A*, 21*A*, 22*A*, welche den hauptsächlichsten Entwicklungsstadien der von mir untersuchten Katzenembryonen entsprechen.

Katzenembryonen 12 Mm. Scheitel-Steiss-Länge. Diese Embryonen bieten uns eines der günstigsten Stadien dar, um die Entstehungsweise des tubo-tympanalen Raumes verfolgen zu können. Die erste Kiemenspalte ist im Begriffe, sich zu schliessen. Ganz vorne sind die distalen Enden der zwei ersten Bogenpaare vollständig zusammen verschmolzen, ohne dass irgend

eine Spur der ersten Spalte zurückgeblieben wäre. Mehr lateralwärts, entsprechend der reflexen Partie der Bogen sind ihre einander zugekehrten Flächen durch eine mesodermatische Brücke verbunden. In dem vorderen Abschnitte des tubo-tympanalen Raumes, in der frontalen Ebene der vordersten Spitze der Gehörblase, sind die Bogen durch Mesoderma verbunden. Von der ersten Kiemenspalte verbleibt nur der innere Abschnitt (*a d f*, Fig. 19 und 20), welcher in Verbindung mit der gegen unten, respective oben geöffneten mandibularen und hyoidalen Spalte, steht. In dem hinteren Abschnitte (Fig. 20*A*) ist die obere Hälfte der inneren Fläche des ersten Bogens und der grösste untere Theil der gleichnamigen Fläche des zweiten Bogens mit der Schädelbasis verwachsen, daher sind mit der ersten Kiemenspalte nur die untere Hälfte der mandibularen Spalte und ein kleiner, oberer Abschnitt der hyoidalen Spalte in directer Communication geblieben (*d b c*, Fig. 20*A*). Die Kiemenspalte ist aber nicht durch mesodermatisches Gewebe, sondern durch die einfache Berührung der epithelialen Ueberzüge (*a*) gegen aussen geschlossen.

Nach hinten schliessen sich allmälig die hyoidale, wie die hyomandibulare Spalte (Kiemenspalte), weil einerseits das proximale Ende des Hyoidbogens (Fig. 20*A*, Hy.) sich mit einer starken Krümmung nach vorne, oben und innen wendet, und andererseits die zwei ersten Bogen miteinander verwachsen (Mn. und Hy.).

Die mandibulare Spalte, welche schief gegen oben und innen gerichtet ist, verschwindet als letzte, wie dies auch Fig. 20*A* andeutet (*d b e*). Entsprechend der Stelle, wo der Ductus endolymphaticus in die Labyrinthblase einmündet, ist keine Spur des tubo-tympanalen Raumes mehr zu finden. An der äusseren Oberfläche bleibt nur eine seichte Senkung entsprechend der ersten Kiemenspalte zurück.

Bei dieser Figur ist noch zu sehen: die Labyrinthblase mit La. bezeichnet; die Carotis (Ca.) und die Aeste des 5. und 7. Nerven (V^2, V^3, VII).

Katzenembryo 15 Mm. Scheitel-Steiss-Länge. (Fig. 21 und 21*A*.) Zweites Stadium. Die zwei ersten Kiemenbogen, ihrer ganzen Länge nach, miteinander durch Mesoderma verbunden.

Die vordere Partie des tubo-tympanalen Raumes ist in seiner Gestaltung beträchtlich verändert. Das rasche Wachsthum der Labyrinthblase und Labyrinthkapsel hat die mediale Seite des oben beschriebenen Dreieckes weit nach aussen vorgeschoben. Im Schema Fig. 19 repräsentirt die punktirte Linie $b\,e^1, c$ die Stelle wo die Linie $b\,e\,c$ zu stehen kommt. Die mesodermatische Schichte welche die zwei Bogen verbindet, hat andererseits die Schliessung eines grossen Theiles der Ueberreste der ersten Spalte veranlasst (a geht in a^1, Fig. 19 und 21).

Der tubo-tympanale Raum ist also in diesem Stadium fast ausschliesslich von den beiden mandibularen und hyoidalen Spalten gebildet, die nach aussen mit spitzem Winkel zusammenlaufen; die eine $a^1\,b\,e^1$ — die andere $a^1\,c\,e^1$ (Fig. 19 und 21) Im Punkte a findet sich noch die Andeutung der primitiven Kiemenspalte.

Im hinteren Abschnitte (Fig. 21*A*) können wir wieder constatiren, wie durch die nach vorne erfolgte Krümmung des zweiten Kiemenbogens — welcher hier auch in der Fig. 21*A* von dem hyoidalen Zellenstrange (Hy.) und dem Stapedialringe (An. st.) vertreten ist — die hyoidale Spalte zum Verschwinden gebracht wurde, und der tubo-tympanale Raum nur durch die mandibulare Spalte dargestellt ist. Die mandibulare Spalte reicht hinten bis zum Annulus stapedialis, und verläuft wie im früheren Stadium von aussen unten nach innen oben (Fig. 21*A* $a^1\,d\,b\,e^1$); diese Spalte trennt das proximale Ende des mandibularen Bogens (Mn.) von dem proximalen Ende des Hyoidbogens (Hy.).

Indem das proximale Ende des zweiten Kiemenbogens nach hinten den tubo-tympanalen Raum schliesst, veranlasst es eine vertical gerichtete Einstülpung der Wand in Form eines Wulstes (Colliculus hyoideus).

Bei der Fig. 21 ist noch zu sehen: die Carotis (Ca.), die Jugularis (Ju.), der 7. Nerv mit der Chorda tympani (Ch. ty.), der dritte Ast vom 5. Nerv (V^3), die Einsenkung des äusseren Ohres (C. a. e.).

Bei der Fig. 21*A* ist ausserdem zu sehen: das Ganglion des 9. Paares zwischen Carotis und Jugularis, das Ganglion Gasseri (Ga. G.), die Arteria mandibularis (A. mn.).

Katzenembryonen 2 Cm. Scheitel-Steiss-Länge. (Fig. 22 und 22*A*.) Drittes Stadium. In Folge der weiteren Entwicklung des proximalen Endes des Mandibularknorpels, können wir wieder eine wichtige Formveränderung des tubo-tympanalen Raumes beobachten. Während der Musculus tensor tympani das obere Ende der Mandibularspalte herabdrückt, comprimirt der Hammergriff, indem er gegen innen zu wächst, die äussere Wand der Spalte (Fig. 22, Te. ty. und Ma.).

Die mittlere Partie der Wand ba^1 kommt daher in Berührung mit der inneren Wand be; die zwei entsprechenden Epithelschichten verschmelzen auf dieser Stelle und verschwinden zuletzt (d in d^1 Fig. 19).

Der obere Abschnitt der mandibularen Spalte, welcher zwischen Hammergriff, Hammerhals, Musculus tensor und Labyrinthkapsel liegt, wird auf diese Weise von dem übrigen Theile des tubo-tympanalen Raumes getrennt, setzt sich nach hinten auf eine kurze Strecke hin fort, um sich bald zu schliessen. Hinten dehnt sich demnach nicht, wie im vorigen Stadium, die mandibulare Spalte, sondern nur die Hyoidalspalte aus (Fig. 22*A* a^1e^1c). Wegen des Verschwinden jeder Spur der Kiemenspalte ist die Hyoidalspalte mit dem zurückgebliebenen Theil der mandibularen Spalte verschmolzen.

Indem das proximale Ende des Mandibularknorpels in diesem Stadium schwillt um den Hammer- und Amboskörper zu bilden, veranlasst es eine vertical gerichtete Einstülpung der hinteren äusseren Wand des Darmcanals, unmittelbar oberhalb der Einmündung des tubo-tympanalen Raumes (Colliculus mandibularis).

Bei der Fig. 22 ist noch zu sehen: der äussere Gehörgang (C. a. e.), der 7. und 9. Nerv, die Carotis (Ca.), der vorderste Theil des Ganglion von 7, den Hammer, die Chorda tympani u. s. w.

Bei der Fig. 22 A: die knorpelige Kapsel der Bogengänge (Ca. ca. s.), der kurze und der lange Ambosschenkel (S. pr. br. — S. pr. l.), der Annulus stapedialis (An. st.) die Arteria stapedialis (A. st.).

Fassen wir den ganzen complicirten Vorgang kurz zusammen:

In einem ersten Stadium, bevor die vollständige Schliessung der ersten Kiemenspalte erfolgt ist, wird der tubo-

tympanale Raum dargestellt durch das Zusammenfliessen der erwähnten Spalte mit den beiden Spalten, die zwischen den inneren Flächen des mandibularen, respective hyoidalen Bogens und der lateralen Schädelwand zurückbleiben (mandibulare und hyoidale Spalte) (Fig. 20 *A*).

In einem zweiten Stadium, wenn das proximale Ende des Hyoidbogens zuerst zur Entwicklung kommt, indem es mit einer starken Krümmung nach oben und vorne in den Annulus stapedialis übergeht, schliesst sich nach hinten die entsprechende Hyoidalspalte. Nachdem aber die Schliessung der ersten Bronchialspalte immer vollständiger wird, ist der tubo-tympanale Raum hinten nur von der Fortsetzung der Mandibularspalte repräsentirt (21 *A*).

In einem dritten Stadium, wo gleichzeitig mit der Entwicklung des proximalen Endes des ersten Bogens, der Stapedialring in inniger Beziehung zu diesem tritt, ist es die Mandibularspalte, die in ihrer Ausbildung gehemmt und von dem gegen innen zu wachsenden Hammergriff gepresst wird; hier setzt sich nach hinten nur die Hyoidspalte fort.

Wenn wir zur Untersuchung der Verhältnisse zwischen tubo-tympanalen Raume und Labyrinthblase übergehen, Verhältnisse, die im frontalen Durchschnitte anschaulich gemacht sind, so können wir beobachten, dass in dem ersten Entwicklungsstadium die Labyrinthblase, welche, wie bekannt, an der Stelle entsprechend der Wurzel des 2. Kiemenbogens liegt, nur mit ihrem vorderen Theil in Beziehung zu der Hyoidspalte tritt, während sowohl die eigentliche Kiemenspalte (Hyomandibularspalte), als auch die Mandibularspalte in einer höher gelegenen Ebene sich befinden. — In dem zweiten Stadium können wir sehen, wie die Labyrinthblase mehr gegen oben gewachsen ist, so dass sie vorzugsweise mit ihrem mittleren Abschnitt zu der mandibularen Spalte in Beziehung getreten ist.

Dieser Wachsthum nach oben schreitet auch in den nachfolgenden Stadien fort, so dass das hintere, von der Hyoidspalte dargestellte Ende des tubo-tympanalen Raumes unterhalb des vestibularen Abschnittes der periotischen Kapsel sich befindet.

Während also das Resultat der Umbildungen, welche der tubo-tympanale Raum eingeht, durch eine Niveau-Herabsenkung dargestellt erscheint, nimmt das innere Ohr einen höheren Platz ein.

Das hintere Ende der tympanalen Höhle, welches anfangs oberhalb des Labyrinthes sich befindet, kommt später unterhalb desselben zu liegen.

In dem vierten von mir beschriebenen Entwicklungsstadium, wenn die Skelettheile knorpelig geworden sind und annäherungsweise ihre definitive Form angenommen haben, sind nur kleine Veränderungen in den topographischen Verhältnissen des tubo-tympanalen Raumes, im Vergleiche zu dem dritten Stadium, eingetreten. Es ist angezeigt, bei Menschen die Entwicklung des tubo-tympanalen Raumes zu verfolgen.

Bei menschlichen Embryonen, 4 und $4^1/_2$ Cm. Scheitel-Steiss-Länge, ist der vorderste Abschnitt der Tuba, unmittelbar hinter der Einmündung in die Bauchhöhle, durch eine vertical gerichtete Spalte vertreten, welche in der Höhe des Meckel'schen Knorpels, zwischen diesem und dem vordersten Theil der periotischen Kapsel zu liegen kommt. Medialwärts von der Tuba verläuft die Carotis nach oben.

Diese Spalte ist also als Mandibularspalte zu betrachten. — Mehr nach hinten, vor dem Hammergriff, verlängert sich diese Spalte gegen unten bis zum Reichert'schen Knorpel, und wird also von den vereinigten Mandibular- und Hyoidspalten vertreten. Der Hammergriff ist gegen die Labyrinthkapsel zu gewendet, und wiewohl er bei Menschen eine nicht so ausgesprochene Krümmung wie bei Katzen- und Schweinsembryonen darbietet, bedingt doch sein Ende den vollständigen Verschluss des betreffenden Abschnittes der Mandibularspalte. Jener Theil der Spalte, welcher oberhalb des Griffes offen bleibt, ist von oben her durch den Musculus tensor abgeplattet.

Ausserdem bleibt die tympanale Höhle auch weiter unten verschlossen, da sie zwischen dem Promontorium und dem schief aufsteigenden Hyoidknorpel zu liegen kommt. Deswegen bleibt in diesem Niveau als Vertreter des tubo-tympanalen Raumes nur der tiefste Abschnitt der Hyoidspalte, welcher unterhalb des Promontorium und des Reichert'schen Knorpels liegt.

Die topographischen Verhältnisse, welche der tubo-tympanale Raum bei menschlichen Embryonen in diesem Entwicklungsstadium darbietet, sind ganz ähnlich den Verhältnissen, welche man bei den Säugethierembryonen trifft.

In einem gleich darauf folgenden Stadium beginnt die Trommelhöhle, welche bisher in einen Rückgangsprocess eingegangen war, sich auszubreiten. Anfangs drängt die Höhle zwischen Hammergriff und künftigem Trommelfell vor, später breitet sie sich über die reflexe Partie des Musculus tensor aus, welche somit in die Höhle aufgenommen erscheint; endlich erweitert sich dieselbe zwischen Hammer und der cochlearen Kapsel, und dem Trommelfell entlang zwischen Hyoidbogen und Promontorium u. s. w.

Das embryonale Bindegewebe bleibt bis zu den spätesten Entwicklungsstadien der vestibularen Wand der Trommelhöhle entsprechend.

II. Abtheilung.

Die Lehre der Entwicklung des Mittelohres.

Die Entwicklung der Skeletelemente des Ohres im Allgemeinen betrachtet.

Wenn wir auf Grund des Studiums der histologischen Vorgänge, die sich an die Entwicklung der einzelnen Elemente des Mittelohres knüpfen, Folgerungen allgemeiner Natur anzustellen versuchen, sind wir in der Lage einige Lücken auszufüllen und einige Fragen zu lösen, denen man noch in der Lehre über die Entwicklung des primordialen Skeletes begegnet. Die Wichtigkeit der Schlüsse, welche wir daraus ziehen können, steht zur Thatsache derart in Beziehung, dass die Skeletelemente des Mittelohres uns ein Material bieten, welches in seltener Weise sich zu dieser Art Studium eignet. Die geringen Dimensionen erleichtern die genaue mikroskopische Beobachtung der einzelnen Theile; die Complication der topographischen Verhältnisse, die Mannigfaltig-

keit der dazu gehörigen Gebilde (Gelenke, Muskeln) gestatten, in vollkommenster Weise die nebensächlichen Vorgänge in ihren Details zu studiren; die morphologische Bedeutung, welche den proximalen Enden zweier Kiemenbogen und einer Sinneskapsel gebührt, setzt uns endlich in die Lage, auch bei höheren Säugethieren und bei Menschen die Veränderungen zu verfolgen, welche allmälig der primordiale Skelettypus, um sich der höheren Organisation der Säugethiere anzupassen, eingeht.

Ich halte es für geeignet, zu besserer Klarheit der Darstellung, zwei Hauptperioden in der Entwicklung der Skeletelemente zu unterscheiden, nämlich:

I. Die vorknorpeligen Skeletelemente (entspricht dem I. und II. Stadium: Katzenembryonen 12 und 15 Mm. Länge).

II. Die knorpeligen Skeletelemente (entspricht dem III. und IV. Stadium: Katzenembryonen 2 Cm. und menschliche Embryonen 4 Cm. Länge).

Ich will gleich ausdrücklich betonen, dass einer solchen Unterscheidung nur eine theoretische Bedeutung zukommt: in der That gehen die zwei Perioden allmälig in einander über, und es ist oft kaum möglich, zu bestimmen, ob ein gewisses Gewebe als Knorpel oder nicht angesehen werden darf.

A. Vorknorpelige Skeletelemente.

Die meisten Autoren, welche die embryonale Entwicklung des primordialen Skelettes beschrieben haben, erwähnen ausdrücklich eine, von einfachen Zellenanhäufungen dargestellte, vorknorpelige Anlage.

Was das Mittelohr betrifft, hatte schon Reichert[9]) diese Anlage genau beschrieben (pag. 167):

„Zur Zeit, als die Kiemenspalten schon geschlossen sind, kann man eine knorpelartige, ziemlich consistente Masse herauspräpariren, welche in den runden Knochen als der Vorgänger der Knorpelbildung zu betrachten ist. Sie ist von den Umgebungen noch nicht bestimmt abgegrenzt, und so noch zu kleineren Formveränderungen geeignet. Man verfolgt diese härtere, knorpelartige Substanz in der Richtung und Lage der Visceralbogen selbst, und nur in der vorderen und oberen Abtheilung der ersteren geht sie in einer Bildungsmasse über, die noch keine Sonderung vorgenommen hat. So ist der Zusammenhang der zweiten Kiemenbogen mit der Basis des Schädels durch die

Entwicklung des Ohrlabyrinthes unsicher und oft zweifelhaft. Unten in der Mittellinie sind diese knorpelartigen Streifen getrennt, so dass ihr Halbgürtel hier unterbrochen ist. Nirgends ist eine Spur von beginnender Abscheidung in einzelnen Theilen."

Für die Bezeichnung der erwähnten Anlage benützen einige Autoren specielle Ausdrücke. Reichert[9]) braucht, wie oben ersichtlich, das Wort knorpelartig; Kölliker[56]) bezeichnet eine ähnliche Anlage mit — „häutig", — „weich". Die englischen Autoren wenden die Bezeichnungen körniges Gewebe, verdicktes Gewebe, (condensed tissue, Huxley) an, die der histologischen Thatsache nicht vollkommen entsprechen.

Die Mehrzahl der Autoren spricht auch in diesem Stadium von Knorpelgewebe, obwohl die genannten Zellenanhäufungen das Aussehen von Knorpeln noch nicht darbieten. Parker und Bettany heben in ihrer Morphologie des Schädels[61]) ausdrücklich hervor (pag. 13 und 14):

„Ein grosser Theil des Mesoblastes, welcher das Gehirn umhüllt und die Visceralfalten und andere zum Kopfe gehörige Fortsätze bildet, erfährt eine allmälige, aber sehr frühzeitige Umwandlung in Knorpelsubstanz, welche bestimmte Skelettheile darstellt, bevor noch Intercellularsubstanz aufgetreten ist."

Aus Mangel an eine richtige Bezeichnung ist dieses Stadium von den nachfolgenden nicht gehörig unterschieden, wo nämlich das eigentliche Knorpelgewebe sich zu zeigen beginnt.

Es ist nämlich nicht zu leugnen, dass diese Zellenanhäufungen die Anlage des künftigen Knorpels darstellen, und dass das Knorpelgewebe bei seinem ersten Auftreten ein neues histologisches Element nicht bedeutet, aber nur, wie wir weiter unten sehen werden, einem bestimmten Reifegrade der genannten Zellenanhäufungen entspricht. Nichtsdestoweniger erachte ich es, zur grösseren Klarheit der Darstellung der embryonalen Vorgänge, als nothwendig, eine scharfe Unterscheidung zwischen diesen beiden Arten von Geweben festzuhalten. Zur Bezeichnung der Skelettelemente vor dem Auftreten des Knorpels wende ich in der vorliegenden Arbeit den Ausdruck „vorknorpelige Anlage" an. Vom histologischen Gesichtspunkte aus finde ich als das Beste die Bezeichnungen: Zellenanhäufungen und Zellenstränge zu wählen.

Das Wort Knorpel wende ich nur zur Bezeichnung eines Gewebes an, wo die Intercellularsubstanz schon deutlich aufgetreten ist.

Da die histologische Beschaffenheit, die Modalitäten des Auftretens und des Wachsthums, die Anordnung der allerersten Anlage der zwei ersten Kiemenbogen und der periotischen Kapsel nicht ganz für die Säugethiere festgesetzt erscheinen, werde ich die Resultate meiner eigenen diesbezüglichen Beobachtungen kurz mittheilen (vergl. im I. Abschnitte, I. und II. Entwicklungsstadium).

Histologisches Verhalten. Die erste Andeutung einer Anlage der Skeletelemente beim Embryo ist von Zellen dargestellt, die, in Anhäufungen und Strängen zusammentretend, sich allmälig von den gewöhnlichen Zellen des embryonalen Mesoblastes differenziren. Diese Zellen sind rundlich, weisen einen verhältnissmässig grossen Kern oder körnigen Inhalt auf, besitzen keine Fortsätze und färben sich intensiv mit Hämatoxylin und Carmin; während die Zellen des indifferenten Gewebes nicht so dicht aneinander gedrängt, und meist von ovaler Form sind und zahlreiche Processe besitzen.

Es ist jedoch zu bemerken, dass die Skeletanlage besser als durch die Form und die Grösse der einzelnen Zellen, durch die Anhäufungsart und den Färbungsgrad von ähnlichen Zellenanhäufungen zu unterscheiden sind. Derartige Zellenanhäufungen treten in der That, wenn sie mit schwacher Vergrösserung (30 bis 50mal) angesehen werden, auf dem mikroskopischen Felde, ihrer lebhaften Färbung wegen, ziemlich scharf hervor; indess, wenn man die einzelnen Zellen mit starker Vergrösserung betrachtet kann man constatiren, dass die Zellen allmälig in der Randzone ihre charakteristische Beschaffenheit verlieren, und in die Zellen des neugebildeten Gewebes übergehen.

Das Verhalten der Skeletelemente wird daher in diesem Stadium besser mit schwächerer als mit stärkerer Vergrösserung studirt.

Stöhr[77]) bemerkt auf Grund einer Reihe von Beobachtungen über die embryonale Entwicklungsweise des Kopfes von Fischen (Teleostier), dass das Gewebe aus dichtgedrängten rundlichen oder ovalen Kernen, welche in einer gemeinsamen sich färbenden Grundsubstanz zu liegen scheinen, zweifellos in vielen Fällen der Vorläufer des Knorpels ist; trotzdem ist eine Deutung desselben als frühere Skeletanlage unmöglich, u. zw. aus folgenden Gründen:

1. Zu einer gewissen Zeit wird die ganze Masse der Visceralbogen nur von solchem Gewebe dargestellt, das demnach von Epithel zu Epithel reicht. Im weiteren Verlaufe der embryonalen Entwicklung bilden sich die axialen Partien des genannten Gewebes zu Knorpel um, die peripheren Theile dagegen geben Muskeln, sowie dem indifferenten Gewebe, welches zwischen Knorpel und Epithel der Kiemenspalten gelegen ist, den Ursprung. Somit ist das fragliche Gewebe der Vorläufer nicht nur des Knorpels, sondern auch anderer dem Knorpel fernstehender Gewebe.

2. Auch an Stellen, in denen es niemals zu Knorpelbildung kommt, treten Anhäufungen des gleichen Gewebes auf, z. B. im Oberkieferfortsatz, wo es das Muttergewebe für das knöcherne Maxillare superius abgibt.

3. Endlich, ist die häufig vollkommen fehlende Abgrenzung ein weiteres Hinderniss, das fragliche Gewebe genauen Beschreibungen zu Grunde zu legen."

Ich kann diese Ansichten von Stöhr nicht theilen, weil es mir scheint, dass den von ihm erwähnten Thatsachen eine andere Bedeutung zuzuschreiben ist.

Allerdings darf nicht eine jede Zellhäufung bei den ersten embryonalen Stadien als der Vorläufer des Knorpelgewebes angesehen werden; aus meinen Wahrnehmungen geht jedoch hervor, dass von ihrem ersten Deutlichwerden an die Zellenanhäufungen, welche die Skeletelemente darstellen, von den anderen Zellenanhäufungen gut unterschieden werden können. Es ist wohl wahr, wie Stöhr hervorhebt (Satz I), dass in einem der allerersten Stadien der Entwicklung die ganze Masse der Visceralbogen von einem Gewebe aus dicht gedrängten rundlichen Zellen dargestellt erscheint; zu dieser Zeit stellt jedoch dieses Gewebe nur das embryonale Mesoblast und nicht irgend eine Anlage von Skelettheilen dar, welche noch nicht im Embryo angedeutet sind. Es ist wohl wahr, dass auch an Stellen, in denen es niemals zu Knorpelbildung kommt, Anhäufungen des gleichen Gewebes auftreten; aber der Färbungsgrad und die vollkommen fehlende Abgrenzung lassen, wenigstens in den meisten Fällen, diese Anhäufungen, welche in Beziehung zur Entwicklung von Muskeln, Bändern und Deckknochen wahrscheinlich gebracht werden dürften, von der

Skeletanlage unterscheiden. Nur bezüglich der Ganglien habe ich im ersten Abschnitte bemerkt, dass die lebhafte Färbung der sie zusammensetzenden Zellen und die ziemlich scharfe Begrenzung eine Verwechslung der betreffenden Zellenanhäufungen mit der vorknorpeligen Anlage der Skeletelemente leicht verursachen könnten, im Falle nicht die Ganglien durch das innige Verhalten, in welchen sie zu den Nervenfasern oder Epithelien stehen, charakterisirt wären.

Die vollkommen fehlende Abgrenzung ist nur ein fernerer Beweis, dass ein solches Gewebe von der eigentlichen Anlage der Skelettheile genau unterschieden werden muss. Als Anlage der Skelettheile sind, meines Erachtens, nur die Anhäufungen zu betrachten, welche mit schwacher Vergrösserung ziemlich deutlich in ihren Umrissen begrenzt erscheinen. Falls ein scharf begrenzter Zellenstrang allmälig in eine Zellenmasse mit vollkommen fehlender Abgrenzung übergeht, (in ähnlicher Weise wie die distalen Enden der zweiten Kiemenbogen bei Katzenembryonen 15 Mm. Sch. St. L.) darf diese Zellenmasse, wenn auch in Fortsetzung einem deutlich angelegten Skeletelemente, noch nicht als eigentliche Anlage der Skelettheile angesehen werden; ich stimme daher mit Stöhr vollkommen überein, dass aus dieser Masse nicht nur Knorpel, sondern auch andere Gewebe hervorgehen können. (Siehe: Schenk, Embryologie. 1874 Wien.)

Meiner Ansicht nach ist nur eine intensiv gefärbte und mit deutlichen Grenzen versehene Zelenanhäufung als Skeletanlage zu betrachten.

Das Auftreten und die Anordnung der primordialen Skeletelemente im Mittelohre.

Die Kiemenbogen und die periotische Kapsel erscheinen nicht zu derselben Zeit in ihrer ganzen Ausdehnung.

Beim Katzenembryo, 12 Mm. Länge, sind nur zu sehen: *a*) ein proximaler Abschnitt des 1. Kiemenbogens; *b*) eine, der lateralen unteren Wand der Läbyrinthblase entsprechende, Andeutung der periotischen Kapsel.

In einem späteren Stadium (Katzenembryo 15 Mm.), doch immer vor dem Auftreten des Knorpelgewebes, kommt der ganze

Mittelabschnitt des mandibularen Bogens zum Vorschein; die distalen Enden reichen jedoch noch nicht bis zur Mittellinie, und die proximalen Enden gehen in das umgebende indifferente Gewebe über, ohne mit der Schädelbasis in Beziehung zu treten.

Der Hyoidbogen indess ist schon mit seinem scharf begrenzten proximalem Ende zu der periotischen Kapsel in Beziehung getreten: die distalen Enden hören auf, gegen die Mittellinie gut begrenzt zu sein.

Die periotische Kapsel bietet ihre laterale Wand schon gut angelegt dar, ist jedoch an ihrer medialen Wand kaum angedeutet, und zeigt keine Spur von Labyrinthfenstern.

Die vollständige vorknorpelige Anlage dieser Elemente ist erst dann zu treffen, wenn das Knorpelgewebe in manchen Abschnitten schon aufgetreten ist.

Es geht aus diesen Beobachtungen hervor, dass ebenso die periotische Kapsel wie der erste Kiemenbogen in Form isolirter Zellenanhäufungen inmitten des indifferenten mesoblastischen Gewebes beim Embryo aufzutreten beginnt. Es ist sehr wahrscheinlich, dass auch der Hyoidbogen in einer Entwicklungsperiode, welche den zwei von mir beobachteten intermediär ist, noch nicht in Beziehung zu der periotischen Kapsel proximal eingetreten sei.

Die Art und Weise des successiven Auftretens der Skelettelemente beim Embryo sollte, meines Erachtens, zu deren respectiven morphologischen Bedeutung in Beziehung gebracht werden. In der That entspricht die embryonale Anordnung der vorknorpeligen Anlage bei den Embryonen von Säugethieren vollkommen der Anordnung, welche bei den Embryonen von anderen Wirbelthierklassen anzutreffen ist. Das primordiale Skelett der am besten specialisirten Thiere ist so einfach als dasjenige der niedersten Wirbelthiere.

Nach Parker's Beobachtungen bei Fischen (Elasmobranchien, Teleostei) bleiben die zwei ersten Kiemenbogen in der ersten Entwicklungsperiode ungegliedert, und in Form zweier gut begrenzter und isolirter Cylinder. Stöhr[77]), welcher die Entwicklungsgeschichte des Kopfskelettes der Teleostier[1]) studirt hat,

[1]) Beobachtungen über die Embryonen der Salmo salar und Salmo truta.

beschreibt die primitive Anordnung der zwei ersten Kiemenbogen bei den Embryonen solcher Thiere in folgender Weise: „Der erste Visceralbogen (Kieferbogen) besteht jederseits aus einer ab- und medialwärts gekrümmten Knorpelspange, welche dorsal, seitlich von der Chordaspitze unter dem vorderen Ende der Ohrblase frei endet, während das ventrale Ende gleichfalls frei, ohne sein Gegenüber zu berühren, ausläuft. Der Hyoidbogen erscheint in Gestalt eines vorknorpeligen Streifens."

Die Embryonen der Amphibien (Frosch von zwei bis drei Linien Länge, ungefähr zur Zeit ihres Ausschlüpfens) bieten ein ausserordentlich einfaches Aussehen der primitiven Elemente des Schädels dar. Die zwei ersten Kiemenbogen erscheinen in Gestalt von Cylindern, welche proximal stumpf enden, und sind distal in der Mittellinie getrennt (Parker).

Bei niederen Wirbelthieren erscheint auch die vorknorpelige periotische Kapsel in Form einer isolirten, der lateralen Wand der Gehörblase entsprechenden Lamelle (Rathke, Parker[61], Stöhr[77]). Diese primitive Anlage ist eine unvollständige: bei dem Frosche z. B. fällt der obere äussere Theil der Kapsel aus (Parker[61]).

Das Verhalten der zwei ersten Kiemenbogen und der periotischen Kapsel bei den allerersten Entwicklungsperioden erscheint leider bei Sauropsiden und Säugethieren nicht entsprechend verfolgt worden zu sein. Die Geschwindigkeit, mit welcher dieses primordiale Skelett bei höheren Wirbelthieren in seiner Anordnung sich verändert, und partielle Involutionsvorgänge eingeht, erklärt hinreichend, wie das Studium dieses ersten Entwicklungsstadiums bei diesen Thieren nicht unbedeutende Schwierigkeiten bietet.

Es wäre in der That die genaue Beobachtung dieser ersten Periode bei Säugethieren diejenige gewesen, welche unzweifelhaft eine Menge Voraussetzungen und Fragen über das Verhalten der proximalen Enden der zwei ersten Kiemenbogen und die Entstehungsweise der periotischen Kapsel aufgehoben hätte.

Auf Grund meiner eigenen Beobachtungen bin ich im Stande, diese Lücke zu füllen und zu beweisen, dass auch bei höheren Säugethieren (Katze) das primordiale Skelet im Ohre genau wie das primordiale Skelet der niederen Wirbelthiere sich verhält.

Bezüglich der vorknorpeligen Skeletanlage scheint es mir angezeigt, hier noch einige Fragen allgemeiner Natur kurz zu besprechen.

Die vorknorpelige embryonale Anlage des Skelets wurde zumeist auf Grund von Beobachtungen über die Entwicklungsweise der Extremitäten erforscht, und zahlreiche Autoren erwähnen einen einheitlichen Körper, welcher in den allerersten Stadien die Anlage der einzelnen Knorpelabschnitte vertritt.

Kölliker[56]) spricht sich folgender Weise darüber aus:

„Das ganze Extremitätenskelet entsteht als eine von Anfange an zusammenhängende Blastemmasse, in der vom Rumpf gegen die Peripherie zu Knorpel um Knorpel, Gelenkanlage nach Gelenkanlage deutlich wird."

Henke und Reyher[58]) können nicht entscheiden, ob die einzelnen Knorpelabschnitte aus Zergliederung eines einzigen Primitivstückes hervorgehen, oder ob selbe primitiv getrennt angelegt sind.

Schulin[74]) bemerkt, dass in einem der allerersten Stadien die Skeletelemente von Anhäufungen runder, embryonaler Zellen vertreten sind. Doch meint er die Zellenanhäufungen nicht als eine zusammenhängende Masse ansehen zu dürfen.

Auf Grund meiner Beobachtungen und gestützt auf die analogen Resultate der vergleichenden Anatomie (Parker[61]) glaube ich diesbezüglich folgende Sätze aufstellen zu können:

I. Die Skeletelemente, welchen eine specielle morphologische Bedeutung zukommt, sind von vornherein getrennt angelegt. Die Kiemenbogen, die periotische Kapsel treten durch directe Umwandlung des mesoblastischen Gewebes als isolirte Gebilde auf.

Ich stimme daher vollkommen mit Parker und Stöhr überein; ich soll indess Noorden's[81]) Behauptung, nach welcher die vorknorpelige Anlage der Skelettheile von vorneherein in Verbindung mit der Chorda dorsalis sich befindet, entschieden ablehnen.

II. Jedes einzelne, von Zellensträngen und Zellenanhäufungen dargestellte, morphologische Element kann andererseits als ein einheitlicher Körper angesehen werden, weil er keine Andeutung der verschiedenen Knorpelstücke, in welche er sich später zergliedert, zeigt.

Das Skeletelement eines Kiemenbogens stellt sich daher ähnlich wie die Anlage einer Extremität, in dem vorknorpeligen

Zustand als eine zusammenhängende Blastemmasse, in der später die einzelnen Knorpelstücke deutlich werden, (Kölliker, Schenk) dar.

Noch genauer wäre es zu sagen, im Sinne Schulin's, dass die künftigen Skeletabschnitte den Gelenken entsprechend noch nicht differenzirt sind, da die Skelettheile und die Gelenke noch von einem, dieselben anatomischen Charaktere darbietenden, Gewebe vertreten sind.

Die einzelnen Elemente des primitiven Skelets treten isolirt, ungegliedert inmitten des mesodermatischen Gewebes auf.

Das vorknorpelige Skelet der Kiemenbogen und der periotischen Kapsel geht sehr frühzeitig eine Reihe von Veränderungen ein, um die complicirte Gestaltung der Skeletttheile des Mittelohres anzunehmen. Die einzelnen morphologischen Elemente, welche die primordiale Anlage darstellen, verfertigen ihre Form, treten zu den Nachbartheilen in Beziehung und einige Abschnitte gehen sogar eigentliche Involutionsvorgänge ein. Der mandibulare Bogen dehnt sich in ventraler Richtung aus, die distalen Enden vereinigen sich in der Mittellinie; das proximale Ende schwillt an, und streckt sich allmälig nach hinten zu. Der Hyoidbogen vereinigt sich distal mit dem Basihyale (os hyoideum); sein proximales Ende umgibt die Arteria stapedialis, und gelangt in immer inniger Beziehung zu der periotischen Kapsel.

Die periotische Kapsel entwickelt sich um die Labyrinthblase; sie bietet jedoch keine Labyrinthfenster dar, und zeigt an der dem Gehirn zugewendeten Fläche eine grosse Lücke.

Was die histologischen Vorgänge der Vergrösserung und der Ergänzung solcher vorknorpeligen Anlagen anbelangt, müssen wir eine doppelte Wachsthumsart annehmen: interstitielles und appositionelles Wachsthum.

Die Voraussetzung eines interstitiellen Wachsthums, welches schon a priori sehr wahrscheinlich vorkommt, beruht auf der Thatsache, dass die Zellen, welche die in Rede stehenden Anhäufungen zusammensetzen, bis zu einer gewissen Periode klein, lebhaft gefärbt, mit körnigem Inhalt und dicht aneinandergedrängt bleiben; lauter Charaktere, welche als zu einer raschen Zellen-

wucherung in Beziehung stehend allgemein anerkannt sind. Das appositionelle Wachsthum stellt gewissermassen nur die Fortsetzung des primitiven Entwicklungsvorganges der vorknorpeligen Anlage dar. Wenn wir constatirt haben, dass in einem der allerersten Stadien der mandibulare Bogen nur auf einer kurzen Strecke deutlich begrenzt ist, und dass später derselbe gegen die Mittellinie zuwächst, dürften wir mit Recht annehmen, dass solch eine Entwicklung der fortschreitenden Umwandlung des mesoblastischen Gewebes in Skeletelementen zuzuschreiben sei.

Diese Ansicht wird auch histologisch von der Thatsache bestätigt, dass wir um die vorknorpelige Anlage herum einen allmäligen Uebergang der sie zusammensetzenden Zellen in die Zellen des indifferenten Gewebes constatiren können.

Wenn wir die hauptsächlichen Ergebnisse, welche aus dem Studium der vorknorpeligen Anlage der Skeletelemente im Mittelohre zu entnehmen sind, kurz resumiren, so ist Folgendes zu bemerken:

I. Das vorknorpelige primordiale Skelet der Kiemenbogen und der periotischen Kapsel bei Säugethieren ist ganz dem primordialen embryonalen Skelet der niederen Wirbelthiere (Fische und Amphibien) ähnlich; das primordiale Typus der periotischen Kapsel ohne labyrinthische Fenster entspricht dem Typus, den die Fische durch das ganze Leben beibehalten.

II. Die einzelnen morphologischen Elemente, welche das primitive Skelet darstellen, treten zuerst in Gestalt von isolirten Zellenanhäufungen auf, welche später, durch interstitielle Zellenvermehrung und durch Apposition wachsend, zu einander und zu der Schädelbasis in Beziehung treten.

III. Die einzelnen Elemente, welche das primitive Skelet darstellen, bieten keine Spur von Zergliederung dar.

B. Die knorpeligen Skeletelemente.

In einem späteren Stadium lassen die Zellen, welche die vorknorpelige Skeletanlage zusammensetzen, deutlich um sie herum einen lichteren Saum erkennen. Eine homogene, durchsichtige Intercellularsubstanz wird jetzt deutlich sichtbar; wir haben schon vor uns die charakteristischen Elemente des Knorpelgewebes. — In demselben Stadium zeigt das embryonale Bindegewebe in seiner Intercellularsubstanz eine sehr feine faserige Beschaffenheit.

Obwohl die Umwandlung des primitiv angelegten in das definitive Skelet des Mittelohres sehr wichtige Merkmale aufweist, sind

in der Literatur die Angaben über die Art und Weise der Verknorpelung des Mittelohres sehr spärlich vorhanden.

Kölliker[56]) bemerkt, dass das Knorpelgewebe der Schädelbasis wie aus einem Gusse entsteht: Hammer und Ambos seien zur Zeit des Auftretens des Knorpelgewebes von einander getrennt.

Salensky[76]) hebt hervor, dass die untere vordere Partie der periotischen Kapsel ein jüngeres Knorpelgewebe als die hintere darbietet. Ausserdem hätte er beobachtet, dass die Trennung des Ambosses vom Hammer allmälig von unten nach oben vor sich geht.

Urbantschitsch[73]) hebt in einer werthvollen Arbeit über die embryonale Bildung des Hammer-Ambos-Gelenkes, den Ansichten Kölliker's gegenüber, hervor, dass bei einem 3 Cm. langen Schweinsembryo Hammer und Ambos gut erkennbar erschienen, während der Hammer-Ambos-Körper noch eine knorpelige Verschmelzung aufwies.

Ich werde nun die Resultate meiner Untersuchungen über die Entwicklungsart des Knorpelgewebes der Kiemenbogen und der periotischen Kapsel kurz darstellen, und dieselbe in Beziehung zu der allgemeinen Lehre über die Entwicklung der Skelettheile des Schädels und der Extremitäten bringen.

Bei den Katzenembryonen, 2 Cm. lang (III. Stadium, Uebergangsstadium), sind die Skeletelemente entweder durch Knorpelgewebe — welches durch seine Charaktere dem Knorpelgewebe des erwachsenen Thieres näher tritt (reifer Knorpel) — oder durch Knorpelgewebe, welches durch seine histologischen Charaktere an die vorknorpelige Anlage, aus welcher es hervorgegangen ist, erinnert (unreifer Knorpel), oder auch durch die Zellenanhäufungen, welche bei den zwei vorhergehenden Stadien einzig vorhanden waren (vorknorpelige Anlage), vertreten.

Demgemäss darf die Behauptung Kölliker's, dass die Verknorpelung aller Theile des primordialen Craniums zu gleicher Zeit vor sich gehe, wenigstens mit Rücksicht auf die Gebilde des Ohres nicht im absoluten Sinne acceptirt werden.

Die Thatsache der Nichtgleichzeitigkeit der Verknorpelung der genannten Gebilde findet übrigens ein Aehnliches in noch ausgedehnterem Maasse in der successiven Entwicklungsweise der Extremitäten, wie dies auch von Kölliker angenommen wird.

Wenn man von einigen, von mir im ersten Abschnitte dieser Arbeit ausführlich dargestellten Einzelheiten absieht, kann man

festsetzen, dass der grössere Theil des mandibularen Bogens mit dem Hammer-Ambos-Körper und die Partie der periotischen Kapsel, welche die Bogengänge aufnimmt, vom reifen Knorpel repräsentirt sind; der grössere Theil des Hyoidbogens und der Hammer-Ambos-Fortsätze — der Stapedialring — die Partie der Kapsel, welche die Cochlea aufnimmt, in Form unreifer Knorpel vorhanden sind; das Stück des Hyoidbogens, welches unmittelbar unterhalb des Annulus stapedialis liegt — die Enden der Fortsätze des Hammers und des Ambosses — die Partie der periotischen Kapsel, welche den Sacculus und das Anfangsstück des Ductus cochlearis aufnimmt (Pars vestibularis), noch von einfachen Zellenanhäufungen vertreten sind.

Wenn wir zur Aufklärung der verschiedenen, von den Skeletelementen des Mittelohres dargebotenen Entwicklungsgrade, nur das Kriterium des Alters, d. h. der Zeit des allerersten Auftretens der respectiven vorknorpeligen Anlage anzuwenden versuchen, sind wir im Stande, nur eine geringe Zahl von Thatsachen, welche die Entwicklung der einzelnen Theile des Hammers und des Ambosses betreffen, genügend zu erklären. In der That, sind die Körper der zwei Knöchelchen diejenigen, die zuerst angelegt sind, und erst später entwickeln sich der Hammergriff und der lange Ambosschenkel. Demgemäss ist zu erwarten, dass in einer späteren Periode die Körper der Knöchelchen echten Knorpel aufweisen, während ihr Gewebe allmälig ein stets jüngeres Aussehen — bis zum Verlieren der Charaktere des Knorpels — je mehr wir uns den letzten angelegten Enden der Fortsätze nähern, darbietet.

Das Kriterium des Alters allein ist aber nicht genügend, das Verhalten der übrigen Skelettheile verständlich zu machen.

Der Hyoidbogen, und insbesondere sein proximales Ende — welches, sammt dem Annulus stapedialis, zur Zeit wo das proximale Ende des mandibularen Bogens in eine Zellenmasse mit fehlender Abgrenzung überging, schon vollkommen begrenzt war — ist indessen dem mandibularen Bogen bei der Entwicklung weit zurückgeblieben: er bietet noch das Aussehen des unreifen Knorpelgewebes (während hingegen der mandibulare Bogen echt knorpelig geworden ist), und ist im Durchmesser nur halb so breit

als dieser. Ein Abschnitt des Hyoidbogens ist sogar nicht einmal knorpelig geworden.

Was die periotische Kapsel anbelangt, ist jetzt die zuerst angedeutete untere vordere Partie viel weniger entwickelt als die hintere.

Es ist eben dem morphologischen Kriterium, dem wir uns zuwenden müssen, um diese Thatsachen ins Klare zu legen; die Verschiedenheiten in dem Entwicklungsgrad stehen nicht nur im Zusammenhang mit dem normalen Wachsthum des Gewebes, sondern hängen hauptsächlich von dem verschiedenen morphologischen Werth der einzelnen Skeletelemente ab. Die Phylogenie, welche dem Auftreten beim Embryo des primordialen Skelettypus vorwaltet, leitet jetzt die Umwandlung dieses letzteren in dem hoch specialisirten Skelettypus der Säugethiere.

Wir können thatsächlich bemerken, dass es genau die Theile sind, welche wesentliche Veränderungen erfahren müssen, diejenigen, die entweder gar nicht knorpelig werden, oder das Aussehen von unreifem Knorpel darbieten.

Die vestibulare Wand der Kapsel, an welcher die zwei Labyrinthfenster — welche die periotische Kapsel der Säugethiere von jener der Fische unterscheiden — erscheinen sollen, ist noch nicht knorpelig geworden. Die vordere Partie der Kapsel, welche die Windungen des Ductus cochlearis, des vervollkommneten Vertreters der Lagena der niederen Wirbelthiere, aufnimmt, bietet das Aussehen eines noch jungen Knorpels dar. Die Partie der Kapsel indess, welche die Bogengänge aufnimmt, die bei Säugethieren im Vergleiche zu denjenigen der Fische verhältnissmässig wenig verändert sind, ist schon echt knorpelig. Das unmittelbar unterhalb des Stapedialringes liegende Stück des Hyoidbogens, welches später in dem Skelettypus der höheren Wirbelthiere verschwindet, ist nicht einmal knorpelig geworden. Der ganze Hyoidbogen, welcher bei höheren Wirbelthieren allmälig an seiner functionellen Bedeutung verliert, ist in der Entwicklung weit zurückgeblieben.

Die von den einzelnen Skelettheilen dargebotenen histologischen Charaktere können demnach in diesem Entwicklungsstadium ganz entgegengesetzte embryologische Bedeutung besitzen. Das

Studium der späteren Stadien zeigt uns in der That, dass von den Skeletelementen, die in diesem Uebergangsstadium vorknorpelige Gewebe oder unreifen Knorpel darbieten, einige erst seit kurzer Zeit entstandene, im Begriff sich weiter zu entwickeln sich befinden, andere, zum Verschwinden bestimmte, bei Beginnen ihrer Involution getroffen werden.

Auf Grund dieser Wahrnehmungen kann die Behauptung Noorden's([81]) nicht in absolutem Sinne aufrecht gehalten werden, nach welcher die Verknorpelung immer da zuerst auftritt, wo die Zellen der vorknorpeligen Anlage zuerst entstanden sind. Das Verhalten der Skeletelemente des Mittelohres zeigt, dass vorwiegend der morphologische Werth der betreffenden Skeletelemente auf die Zeit des Auftretens des Knorpelgewebes bei der primordialen Anlage einen Einfluss übt. [1])

Die Umwandlungen, welche der primordiale Skelettypus erfährt, finden bei den hohen Wirbelthieren in einer so kurzen Zeitperiode statt, dass die meisten Veränderungen schon zur Zeit des Auftretens des Knorpelgewebes als vollendet angesehen werden können.

Diese Umwandlungen können bezüglich den Elementen des Mittelohres

α) von Involutionsvorgängen,

β) von Gliederungsvorgängen,

γ) von Verschmelzungsvorgängen

repräsentirt werden.

α) Involutionsvorgänge (Resorption, Atrophie). Resorptionen von Abschnitten der Elemente des primordialen Skeletes finden ebenso vor, als nach dem Auftreten des Knorpelgewebes statt.

Die Resorption eines Theiles der vorknorpeligen Anlage der Skeletelemente kommt dadurch zu Stande, dass die oft erwähnten Zellenanhäufungen ihre Contouren verlieren; die Zellen wenig

[1]) Der morphologische Werth der einzelnen Skeletelemente des Ohres übt auch auf die Zeit der Verknöcherung einen wesentlichen Einfluss aus. Es gehen nämlich diejenigen Theile, welche, um den Skelettypus einer gewissen Familie der Säugethiere sich anzupassen, bestimmte Veränderungen erfahren müssen, zuletzt die Verknöcherung ein.

dicht eineinander gedrängt erscheinen, und die Charaktere des Bindegewebes bekommen.

Auf diese Art wird ein dem runden Fenster entsprechender Theil der vorknorpeligen Wand der periotischen Kapsel resorbirt; auf diese Art verschwindet das proximale Stück des Hyoidbogens unmittelbar unterhalb des Annulus stapedialis.

Die Resorption einiger schon vom Knorpel vertretener Skeletabschnitte geht langsamer in einem späteren Entwicklungsstadium vor sich. Die Knorpelzellen scheinen sich weiter nicht zu vermehren, werden gross, mit geschrumpften Kernen. — Diese Zellen verschwinden theils durch eine Art Atrophie, theils scheinen sich in faserigen Elementen des Bindegewebes umzuwandeln, theils ferner erscheinen von den faserigen Elementen der Nachbargebilde verdrängt und zertrümmert. — Manchmal treten die gegen das betreffende Knorpelelement zu verwachsenden Deckknochen mit diesem in Berührung, und scheinen eine eigentliche Druckatrophie zu verursachen.

Die knorpelige Lamina stapedialis erfährt einen von mir ausführlich im ersten Abschnitte dieser Arbeit beschriebenen partiellen Involutionsvorgang. Das Verschwinden des Meckel'schen Knorpels und des Stückes des Hyoidbogens unterhalb des künftigen Proc. styloideus findet grösstentheils durch Atrophie und Umwandlung der Knorpelzellen in faseriges Gewebe statt.

Wenn man die Involutionsvorgänge der knorpeligen Skelettheile genau in ihren histologischen Details verfolgt, gewinnt man die Ueberzeugung, dass die innige Affinität, welche zwischen der vorknorpeligen Anlage und dem übrigen mesoblastischen Gewebe zu treffen war, auch später zwischen den Knorpelzellen und dem faserigen Gewebe bleibt.

β) Gliederungsvorgänge. Die Gliederung der einzelnen Elemente, welche das primordiale Skelet vertreten (vorknorpelige Anlage), findet gewöhnlich zur Zeit des Auftretens des Knorpelgewebes statt: ich habe mich jedoch überzeugen können, dass weitere Gliederungsvorgänge bei einem einzigen Knorpelstücke in manchen Fällen zu beobachten sind.

Die Autoren stimmen sämmtlich in der Annahme überein, dass die einzelnen Knorpeltheile den zukünftigen Gelenksverbindungen entsprechend von einander getrennt sind.

In der axialen Partie der vorknorpeligen Anlage tritt ein Knorpelkern für ein jedes Knorpelstück auf; so dass der betreffende Kern in den allerersten Stadien von den Ueberresten der vorknorpeligen Anlage, auch den künftigen Gelenkoberflächen entsprechend, getrennt bleibt. Die vorknorpelige Anlage schreitet ihrerseits in dem Wachsthum fort, wie wir dies im vorigen Capitel constatirt haben; die Verknorpelung trifft gewissermassen einen Schritt später die zuletzt angelegten Skelettheile. — Auf diese Weise sind die einzelnen Knorpelkerne zur Zeit ihres ersten Auftretens von einer ziemlich breiten Schichte von vorknorpeliger Anlage (der sogenannten chondrogenen Schichte, Bernay's Grenzschichte) umgeben; diese Schichte, die wir später näher besprechen werden, erstreckt sich, indem sie schmäler wird, zwischen die Gelenkflächen zweier danebenliegender Knorpelstücke.

Die Gliederungen, welche mit dem Auftreten des Knorpelgewebes im Mittelohre stattfinden, sind: die Trennung des Stapedialringes von dem proximalen Endstücke des Hyoidbogens und die partielle Gliederung des Hammers vom Ambos.

Ich habe jedoch wahrnehmen können, dass im Mittelohre auch nach erfolgtem Auftreten des Knorpelgewebes Gliederungsvorgänge sich ereignen.

Ueberhaupt sind die Autoren nicht geneigt, eine Gliederung eines einzigen Knorpelstückes anzunehmen.

Bruch [15–16]) erkennt die zeitlich und räumlich getrennte und successive Anlage der einzelnen Knorpelstücke an; nur ausnahmsweise nimmt er die Gliederung eines einzigen Knorpelstückes an. Als Beispiel dieser letzteren jedoch führt er die Trennung des Hammers von dem Meckel'schen Knorpel und die des Processus styloideus von dem Os hyoideum an. Nun sollen diese beiden Vorgänge, welche von Bruch als Beispiel einer Trennung angegeben sind, nicht als eigentliche Gliederungsvorgänge, sondern als Involutionsvorgänge angesehen werden.

Kölliker erwähnt, dass Hammer und Ambos zur Zeit des Auftretens des Knorpels im Embryo schon getrennt sind. Was die Skeletelemente der Extremitäten anbetrifft, hebt er hervor, dass jeder Knorpel vom ersten Anfange an selbstständig und ohne Zusammenhang mit den Nachbarknorpeln sich anlegt, zugleich aber auch von seinem ersten Entstehen an mit seinen Nachbarn durch die gleichzeitig mit ihm deutlich werdende Gelenkanlage vereinigt, ist.

Gliederungsvorgänge eines einzigen Knorpelabschnittes finden meinen Wahrnehmungen gemäss an zwei Stellen, nämlich an der Lamina stapedialis und an dem Hammer-Ambos-Gelenk statt.

Bei menschlichen Embryonen, 4 und $4^1/_2$ Cm. Länge, sind die schon vollkommenen knorpeligen Hammer- und Amboskörper noch auf einer kurzen Strecke den künftigen Gelenkoberflächen entsprechend, miteinander vereinigt (Urbantschitsch[75]), Salensky[76]), Gradenigo). Die Vollendung der Trennung geht in einem späteren Stadium vor sich hin.[1])

Auch die knorpelige Wand der periotischen Kapsel bietet uns einen wichtigen Gliederungsvorgang, welchen zuerst Gruber[62]) bei den Säugethieren beobachtet hat. Die Lamina stapedialis differenzirt sich rund herum bei menschlichen Embryonen von der übrigen vestibularen Wand zur Zeit als diese Theile schon durch echtes Knorpelgewebe dargestellt werden.

Auf Grund dieser Thatsachen und auf die Resultate des Studiums der unteren Wirbelthiere gestützt, wo öfters die Gliederung eines einzigen Knorpelstückes vorkommt (Huxley, Parker), scheint es mir berechtigt zu sein, daraus zu schliessen, dass, obwohl die einzelnen Knorpelstücke von ihrem Auftreten an schon getrennt erscheinen, in besonderen Fällen eine nachträgliche Gliederung eines Knorpelabschnittes stattfindet.

γ) Verschmelzungsvorgänge. Verschmelzungsvorgänge der Skeletelemente können vor und nach dem Auftreten des Knorpels vorkommen.

Als vorknorpelig angelegte Skeletelemente vereinigen sich

[1]) Das Verbleiben einer partiellen malleo-inurdalen Synchondrose wurde von mir bei Menschen auch in einem Entwicklungsstadium, wo schon die beiden Knöchelchen fast vollständig knöchern waren, mit Bestimmtheit nachgewiesen.

die distalen Enden des ersten Kiemenbogens miteinander, die distalen Enden des zweiten Kiemenbogens mit dem Basi hyale (Os hyoideum), die proximalen Enden des zweiten Kiemenbogens mit der Anlage der Kapsel, die Anlage der periotischen Kapsel selbst mit den Skeletelementen der Schädelbasis.

Was die Verschmelzung von früheren getrennten Knorpeltheilen anbelangt, sind die Autoren überhaupt geneigt, eine solche anzunehmen.

Bruch [16]) drückt sich in folgendem Sinne aus: Das appositionelle Knorpelwachsthum führt öfters zur Verschmelzung zweier Knorpelstücke, z. B. entwickeln sich die Dornfortsätze durch Verschmelzung zweier sich entgegenwachsenden Knorpelflächen. Ebenso entsteht (pag. 16) das Brustbein durch Verschmelzung zweier seitlicher Hälften zu einem Knorpelstücke, desgleichen der Schildknorpel (pag. 19). Die Verschmelzung erfolgt durch Entgegenwachsen unter Bildung einer bald verschwindenden Raphe.

Und Schulin [74]) fügt hinzu: Nicht sich trennen, sondern vereinigen wollen sich die Primordialknorpeln. Sie erreichen irh Ziel aber nur in sehr verschiedenem Grade, vollkommen bei Menschen wenigstens fast nur an den von Bruch angegebenen Stellen.

Aus meinen Beobachtungen geht hervor, dass auch im Mittelohre knorpelige Verschmelzungsvorgänge normal vorkommen. Die zwei Knorpelstücke wachsen einander entgegen, die Grenzschichten verschwinden allmälig, bis die eigentlichen Knorpelgewebe unter Bildung einer Raphe mit einander sich vereinigen. Im Mittelohre sind die Verschmelzung des Stapedialringes mit der Lamina stapedialis und die des übriggebliebenen proximalen Stückes des Hyoidbogens (Reichert'schen Knorpels) mit dem Processus perioticus posterior zu beobachten. Bemerkenswerth ist es, dass die Lamina stapedialis keine eigentliche tympanale Grenzschichte besitzt, und dass sie theilweise einen Involutionsvorgang eingeht.

Ich kann daher Bruch's und Schulin's Ansichten vertheidigen, nach welchen das Vorkommen von Verschmelzungen zweier gesonderter Knorpelstücke angenommen wird.

Es geschieht also durch eine Reihe von Involutions-, Gliederungs- und Verschmelzungsvorgängen, dass das einfache pri-

mordiale Skelettypus des Embryos sich in das complicirte Typus des erwachsenen Thieres umwandelt. Die meisten dieser Vorgänge vollenden sich in einem vorknorpeligen Stadium, einige beginnen jedoch im vorknorpeligen Stadium und vervollständigen sich erst nach dem Auftreten des Knorpelgewebes; nur ausnahmsweise beginnen dieselben zur Zeit, wo die Verknorpelung schon entstanden ist.

Wir können kurz die obige Darstellung der Vorgänge, die im Mittelohre stattfinden, in folgender Weise resumiren:

Umwandlungsvorgänge des primordialen Skelettypus des Mittelohres.

Art der Umwandlungsvorgänge	Vorknorpelige Skeletelemente	Knorpelige Skeletelemente
α) Involutionsvorgänge	Resorption: a) Abschnitt der periotischen Kapsel dem runden Fenster entsprechend. b) Proximales Stück des Hyoidbogens (inter-hyale).	Theile der Lamina stapedialis, des Meckel'schen und Reichert'schen Knorpels
β) Gliederungsvorgänge	(Zur Zeit der Verknorpelung) a) Trennung des stapedialen Ringes. b) Partielle Gliederung des Hammers vom Ambos.	a) Differenzirung der Lamina stapedialis. b) Vollendung der Trennung des Hammers vom Ambos
γ) Verschmelzungsvorgänge	a) Distale Enden des ersten Kiemenbogens miteinander. b) Distale Enden des zweiten Kiemenbogens mit dem Basihyale. c) Proximale Enden des zweiten Kiemenbogens mit der Anlage der Kapsel. d) Kapsel mit der Schädelbasis.	a) Annulus mit Lamina stapedialis. b) Proximales Endstück des Hyoidbogens mit dem Processus perioticus posterior

Wenn wir die erwähnten Umwandlungen berücksichtigen, dürfen wir das Auftreten des eigentlichen Knorpelgewebes bei

den embryonalen Skeletelementen nicht als einen Vorgang ansehen, welcher eine specielle, von den Vorhergehenden getrennte Entwicklungsperiode auszeichnet, sondern blos als ein Kennzeichen, dass die mehr axial gelegenen Zellen der vorknorpeligen Anlage einen bestimmten Reifegrad geworben haben; zwischen den einfachen Zellenanhäufungen und dem eigentlichen Knorpel gibt es einen allmäligen und vollständigen Uebergang.

Sowohl vor als nach dem Auftreten des Knorpelgewebes wächst und verändert sich die Skeletanlage, sowohl vor als nach diesem Auftreten bleibt die Verwandtschaft der Zellen der Skeletanlage und denen des Bindegewebes eine innige.

Wachsthum des Knorpelgewebes. — Grenzschichte und chondrogene Zone.

Das Knorpelgewebe entsteht in den älteren axialen Abschnitten der vorknorpeligen Anlage, welche keine Involutionsvorgänge erfahren, als ob es einen bestimmten Reifegrad dieser Abschnitte darstellt; die Knorpelzellen verlieren sich allmälig in der Peripherie und gehen in die Zellen, welche die Ueberreste der primitiven Anlage bilden, über. — Die vorknorpelige Anlage selbst aber, welche in den allerersten Entwicklungsstufen durch directe Differenzirung des mesoblastischen Gewebes selbst entstanden ist, wächst und vollendet sich fortwährend auch in späteren Entwicklungsstadien, hauptsächlich durch Apposition neues, peripherisches Gewebes, die Zellen des Bindesgewebes nehmen allmälig die Anordnung und die Charaktere der Zellen, welche die vorknorpelige Anlage zusammenstellen, an. Wir treffen daher um die einzelnen Knorpelkerne herum, zur Zeit ihres ersten Auftretens, eine besser gefärbte peripherische Schichte, Grenzschichte; und da einerseits die Zellen des Knorpels in die Zellen der vorknorpeligen Anlage und andererseits diese letztere in die Zellen des anliegenden Bindegewebes allmälig übergehen, können wir in der Grenzschichte einen Uebergang von den echten Knorpelzellen zu den Bindegewebszellen constatiren.

Im Allgemeinen stimmen die Autoren in der Annahme überein, dass das Wachsthum des Knorpelgewebes in den ersten embryonalen Perioden nicht nur durch interstitielle Vermehrung der Zellen, sondern auch durch eine Art Apposition stattfindet.

Bruch [16]) meint sogar, und ich kann seine diesbezüglichen Ansichten nicht theilen, dass durch Intussusception sich ausschliesslich die Intercellularsubstanz vermehrt, und dass die Vermehrung der Zellen blos durch appositionelles Wachsthum statthat.

Je mehr in den späteren Entwicklungsstadien die Skeletelemente allmälig die Form, welche man beim Erwachsenen trifft, gewinnen, vermindert sich die In- und Extensität des appositionellen Wachsthums der Grenzschichte, und der echte Knorpel dehnt sich immer mehr aus. Die Grenzschichte wird daher schmäler, die sie zusammensetzenden Zellen werden länglich, spindelförmig, und nehmen nach und nach eine specielle faserige Beschaffenheit an, durch welche, sowie von den Knorpel-, als auch von den Bindegewebszellen sie sich unterscheiden lassen. Wir haben jetzt schon die faserige Schichte des Perichondriums angedeutet, und können daher nicht mehr über ein appositionelles Wachsthum Rede halten.

Kassowitz [75]) schreibt in seiner wichtigen Arbeit über die Verknöcherung dem Knorpel nur bei den ersten embryonalen Perioden ein appositionelles Wachsthum zu. — Sobald aber einmal die definitive Form der Skelettheile annäherungsweise vorgebildet ist, erfolgt nach Kassowitz das Wachsthum des Skeletknorpels und auch jede weitere Formveränderung ganz allein durch innere Vorgänge.

Wenn man in der oben besprochenen Weise die Wachsthumsvorgänge der embryonalen Knorpel auffasst, wird die Bedeutung der Grenzschichte klar, über welche in der jüngsten Zeit abweichende Behauptungen geäussert wurden.

Die Grenzschichte wurde zuerst von Henke und Reyher [48]) studirt, welche sie nicht als eine Wucherungsschichte ansahen.

Bernays [69]) beschreibt genau in einer wichtigen Arbeit über die Entwicklungsgeschichte des Kniegelenkes des Menschen die Grenzschichte des embryonalen Knorpels und bemerkt hierbei, wie die Carminreaction, insbesondere mit schwacher Vergrösserung, diese Grenzschichte gut zu markiren geeignet ist. In ihr findet er Entwicklungsstufen von Knorpelzellen, und hält deshalb diese sich unter Carmin stark roth färbende perichondrale Schichte als eine Wucherungszone, auf

deren Kosten der Knorpel wächst. Er bezeichnet diese Grenzschichte als chondrogene Schichte und bemerkt, dass diese bis zum spätesten embryonalen Leben sich behält.

Nagel[71]) theilt diese Ansichten Bernays'. Die allmäligen Uebergänge der Knorpelzellen in die anliegenden indifferenten Bindegewebszellen wurde auch von Stieda[52]) als ein Zeichen des noch immer fortwährenden Wachsthums des Knorpels angenommen.

Nach Schulin[74]) indess stellen die Grenzschichten keine chondrogene Zone im Sinne Bernays' dar. Sie stellen vielmehr den Endpunkt des appositionellen Knorpelwachsthums dar. — Man findet sie auch im fertigen Knorpelgewebe, welches im Gegensatz zum embryonalen kein Carmin annimmt, aber von einer sich lebhaft mit Carmin färbenden Grenzschichte umgeben ist, welche längliche Körperchen enthält und den allmäligen Uebergang zu benachbartem Bindegewebe bildet.

Die Erklärung solcher bedeutender Abweichungen der Meinungen Bernays' und Schulin's dürfte meines Erachtens im folgenden Satze Schulin's zu ersehen sein (pag. 257):

„An solchen Stellen, wo die Knorpeln appositionell wachsen, findet man auch bei schwacher Vergrösserung nicht scharf abgesetzte Zonen mit kleinen, rundlichen, sich lebhaft färbenden Zellen, welche allmälig in sehr kernreiches Rundzellengewebe übergehen. Wenn dann die Apposition aufhört, bildet sich als Endproduct die beschriebene Grenzschichte."

Offenbar bezeichnet Schulin mit dem Wort Grenzschichte eher als die Zonen „mit kleinen, rundlichen, sich lebhaft färbenden Zellen" (die eigentliche chondrogene Schichte Bernays'), das Endproduct von diesen, „welches sich auch im fertigen Knorpelgewebe vorfindet."

Nach solcher Deutung entspricht die Behauptung Schulin's, dass die Grenzschichte keine chondrogene Schichte darstellt, vollkommen den Beobachtungsthatsachen. Diesen Thatsachen gemäss, gehört der Grenzschichte nur bei den ersten embryonalen Stadien die Bedeutung einer Wucherungszone, die zu dieser Zeit als die Reste der vorknorpeligen Anlage, welche fortwährend appositionell wächst, angesehen werden kann. In diesen Stadien ist in der

That ein allmäliger Uebergang zwischen den Knorpeln und den Bindegewebszellen zu bemerken.

In einem späteren Stadium, wenn die Knorpelabschnitte schon annäherungsweise die Form, welche beim Erwachsenen anzutreffen ist, darbieten, verwandelt sich die chondrogene Schichte zu einer dünnen faserigen Schichte, deutlich vom Knorpel als auch von dem anliegenden Bindegewebe gesondert; in diesem Stadium besitzt sie kein chondrogenes Vermögen.

Die Anlagen der Gelenke.

Was die Entwicklung der Gelenke anbelangt, werde ich nur auf einige Thatsachen hinweisen, welche sich zu der ersten Gelenkanlage beziehen, da die Behandlung ihrer weiteren Ausbildung mit dem Studium von embryonalen Stadien, wo die Verknöcherung des primordialen Skelets schon aufgetreten ist, zusammenhängt.

Im Mittelohre treffen wir drei in etwas verschiedener Weise sich entwickelnde Gelenke, das Gelenk des langen Ambosschenkels mit dem lateralen Rand des Annulus stapedialis, das stapedio-vestibulare Gelenk und das Hammer-Ambosgelenk.

Zwischen dem Ende des langen Ambosschenkels[1]) und dem stapedialen Ring verlängern sich noch vor dem Auftreten des Knorpels die respectiven Grenzschichten, welche später allmälig dünner werden und faserige Beschaffenheit bekommen.

Die knorpelige Lamina stapedialis ist indess vom Anfang an Eins mit der übrigen vestibularen Wand, und um ihre Umrandung herum bildet sich das Ligamentum anulare, hauptsächlich durch Hineinbringen von faserigen Elementen der nachbaren Grenzschichten.

Das Hammer-Ambosgelenk, bei welchem die Gelenkfläche allmälig nach dem Auftreten des Knorpels durch die Verlängerung der Grenzschichte getrennt werden, könnte, was seine Entwicklungsart betrifft, als intermediäre zwischen dem stapedio-incudalen Gelenk (wo die Grenzschichten von Anfang an die noch vorknor-

[1]) Ich will eigentlich betonen, dass zu dieser Zeit keine Spur eines getrennten Knorpelabschnittes zu sehen ist, welcher dem Os sylvianum entspricht.

peligen Skelettheile trennen) und dem stapedio-vestibularen Gelenk (wo diese Trennung erst nach der Verknorpelung erfolgt), angesehen werden.

Bei allen diesen Gelenken können wir jedoch constatiren, dass es die Elemente der Grenzschichte sind, welche die Anlage der Gelenkkapsel bilden.

Die Gelenkflächen des Hammers und des Ambosses, welche beim Embryo annähernd die complicirte Gestalt, die man beim erwachsenen Individuum trifft, darbieten, würden allein genügen zu beweisen, dass die Lehre Fick's, nach welcher die Form der Gelenkflächen in Beziehung zu den Muskelwirkungen zu stellen wäre, wenigstens für die früheren embryonalen Perioden, nicht als anehmbar betrachtet werden kann.

Die primitive Form der Gelenkflächen soll ausschliesslich in Beziehung zu den autogenetischen Vorgängen gebracht werden.

Wenn wir die hauptsächlichen Ergebnisse, welche aus dem Studium der knorpeligen Skeletelemente im Mittelohre zu entnehmen sind, kurz resumiren, so ist Folgendes zu bemerken:

I. Die Verknorpelung der einzelnen primitiv angelegten Skeletelemente erfolgt nicht zu gleicher Zeit.

II. Die Zeit des Auftretens des Knorpelgewebes hängt hauptsächlich von bestimmten ontogenetischen Vorgängen ab. — Die Skeletelemente, welche in späteren Entwicklungsperioden keine merklichen Veränderungen eingehen, werden zuerst knorpelig.

III. Das einfache primordiale Skelettypus erfährt eine Reihe Umwandlungen, um die complicirte Gestalt des erwachsenen Skelettypus anzunehmen. Die meisten dieser Umwandlungen vollenden sich in einem vorknorpeligen Stadium; einige jedoch gehen auch zur Zeit vor sich, wo das Knorpelgewebe schon aufgetreten ist.

IV. Diese Umwandlungen des primordialen Skelettypus können im allgemeinen:

α) von Involutions-,

β) von Gliederungs-,

γ) von Verschmelzungsvorgängen

repräsentirt werden.

V. Das Auftreten des eigentlichen Knorpelgewebes stellt keine specielle, getrennte Entwicklungsperiode dar: zwischen den einfachen Zellenanhäufungen der vorknorpeligen Anlage und dem echten Knorpel gibt es einen allmäligen Uebergang.

VI. Das Knorpelgewebe wächst, bei den ersten embryonalen Stadien, nicht nur durch Vermehrung der ihn zusammensetzenden Zellen, sondern auch wesentlich durch Apposition. — Die sogenannte Grenzschichte soll nur in diesen ersten Stadien als eine Wucherungszone angesehen werden (chondrogene Schichte).

VII. Die Anlage der Gelenke wird von den Elementen der Grenzschichte dargestellt. Die primitive Form der Gelenkflächen soll ausschliesslich in Beziehung zu ontogenetischen Vorgängen gebracht werden.

II.

Die Lehre der Entwicklung des Mittelohres und der periotischen Kapsel.

Hammer und Ambos. — Deckknochen.

Zur Erklärung der Entwicklungsweise des Hammers und des Ambosses werden in der Literatur die verschiedensten Ansichten angestellt.

Valentin[7–8]) unterscheidet am proximalen Ende des mandibularen Knorpels drei Abschnitte: das hintere Stück, welches mit dem Schädel verschmilzt; das mittlere Stück, welches die Grundlage für den Steigbügel und den langen Schenkel des Ambosses liefert, dessen kurzer Fortsatz mit dem zweiten Kiemenbogen zusammenhängt; die übrige Knorpelmasse geht dann in den Hammer und den Meckelschen Knorpel über.

Reichert[9]) hat in einer classischen Arbeit über die Metamorphosen der Kiemenbogen der Wirbelthiere eine wichtige Lehre aufgestellt. Nach derselben lässt der mandibulare Knorpel drei Abschnitte an sich erkennen: der hinterste, mehr häutiger Natur und noch in formeller Entwicklung begriffen, nimmt gar keinen Antheil an der Bildung der Gehörknöchelchen; der mittlere bildet die Anlage für den Ambos; der zuerst sich entwickelnde lange Ambosfortsatz legt sich an die äussere Seite des knorpeligen Hyoidbogens; der kurze

Fortsatz entwickelt sich später. Der Hammer geht aus dem dritten vordersten Abschnitte hervor.

Magitot und Robin[19]) nehmen an, dass der Hammer sich aus dem ersten Kiemenbogen entwickelt. Sie betrachten jedoch den Ambos als ein unabhängig entwickeltes Gebilde.

Huxley, welcher zuerst die Lehre Reichert's angenommen hatte[20]), kam später von derselben ab[23—27]), und, sich vorzugsweise auf Ergebnisse des Studiums der vergleichenden Anatomie stützend, stellte er eine neue Lehre auf. Nach Huxley bildet der Hammer mit seinem gegen unten gekrümmten Handgriff das proximale Ende des mandibularen Bogens. Der Ambos stellt hingegen das proximale Ende des Hyoidalknorpels dar.

Parker[28—29]) bestätigt und erweitert die Lehre Huxley's auf Grund einer Reihe erschöpfender Arbeiten über die vergleichende Embryologie, welche in Philosophical und Zoological Transactions veröffentlicht, und später in einem meisterhaftem Werke über die Morphologie des Schädels der Wirbelthiere resumirt wurden.

Semmer[44]) spricht sich bezüglich der Herkunft des Hammers und des Ambosses zu Gunsten der Reichert'schen Lehre aus.

Hunt[57—64]) ist geneigt für den Ambos eine gewisse Entwicklungsunabhängigkeit von den Kiemenbogen anzunehmen.

Salensky[75]) nähert sich der Reichert'schen Anschauung: „Bei der Bildung des Hammers und des Ambosses nimmt allein der erste Schlundbogen Theil; der zweite Bogen, im Gegensatz zu der Behauptung von Parker spielt hierbei gar keine Rolle. Schon in ziemlich frühen Entwicklungsstadien trennt sich von dem ersten Kiemenbogen ein hinterer Theil ab, und stellt die Anlage des Ambosses dar, während der übriggebliebene vordere Theil zur Anlage des Hammers nebst Meckel'schen Knorpels wird."

Der Vorgang, nach welchem Hammer und Ambos sich von dem Mandibularbogen abgliedern, ist von Salensky folgendermassen beschrieben:

„Die Veränderungen im ersten Visceralbogen erweisen sich erstens in der Verdickung und in der Krümmung des proximalen Endes desselben, und zweitens in der Bildung von zwei Einschnitten, welche die Grenze verschiedener Theile des künftigen Malleus und Incus bezeichnen. Durch diese beiden Furchen theilt sich der proximale Abschnitt des ersten Visceralbogens in drei Theile, von denen der hintere durch eine Art Ligamentum mit dem entsprechenden Theil des Reichert'schen Knorpels verbunden ist. Die vollständige Abtrennung lässt nicht lange auf sich warten. Die Theilung geht gerade durch die hintere von den früher beschriebenen Furchen. Die Anlage des Ambosses stellt somit in den früheren Stadien, da sie noch mit dem Meckel'schen Knorpel continuirlich verbunden ist, eine dreieckige

Platte vor, in welcher wir nur den Processus longus und einen Theil des Corpus incudis erkennen können. Nach der Abtrennung hat sie aber schon die Anlage des Processus brevis, welche in horizontaler Richtung vom Corpus abgeht, und an der Ohrkapsel sich befestigt.

Der nach der Abtrennung des Ambosses noch gebliebene Theil des Meckel'schen Knorpels stellt die Anlage des Hammers und des Meckel'schen Knorpels dar. Die mittlere Verdickung des Meckel'schen Knorpels wächst jetzt etwas nach unten zu, rundet sich ab und stellt nun eigentlich die Anlage des Capitulum und des Manubrium mallei dar. Sie ist jetzt durch eine schmale und ziemlich tiefe Furche von der vorderen Verdickung getrennt. Wie es scheint, spielt diese letztere bei der Bildung des Hammers keine Rolle und später wird dieselbe vollkommen ausgeglichen."

Fraser[79]) vertheidigt, auf Grund embryologischer Untersuchung, die Lehre Huxley's.

Wenn wir die Meinungen der verschiedenen Autoren über die Derivation des Hammers und des Ambosses miteinander vergleichen, so können wir im Allgemeinen zwei Lehren unterscheiden, die sich noch heute das Terrain streitig machen.

Nach der Einen entwickeln sich aus dem ersten Kiemenbogen Hammer und Ambos (Valentin, Reichert, Semmer, Salensky); nach der anderen geht der Hammer allein aus dem ersten Kiemenbogen hervor, und dessen Handgriff repräsentirt das proximale Ende dieses letzteren; der Ambos hingegen stammt aus dem zweiten Kiemenbogen und bildet das proximale Ende desselben (Huxley, Parker, Fraser).

Ich gehe nun zu kurzer Schilderung der Resultate meiner eigenen, in der ersten Abtheilung ausführlich dargestellten Untersuchungen, über.

Die erste Andeutung der Skeletgrundlage der Kiemenbogen erscheint in der Form einer isolirten Anhäufung kleiner, runder Zellen, zur Zeit als im Embryo nur die ersten Andeutungen der Wirbelkörper und der periotischen Kapsel als Skelettheile vorhanden sind. Die Lage dieser Zellenanhäufung lässt sie als den Vertreter eines proximalen Stückes des ersten Kiemenbogens betrachten. In diesem Stadium sind absolut keine deutlichen Spuren des zweiten Bogens bemerkbar.

Später, wenn der Mandibularzellenstrang (knorpelartiger Visceralstreifen Reichert's, häutiger Bogen Kölliker's) schon deutlich in dem ganzen mittleren Theil des betreffen-

den Kiemenbogens gesondert erscheint, breitet sich sein proximales Ende aus, ohne jedoch deutliche Umrisse zu zeigen. Zu dieser Zeit ist der vorknorpelige Hyoidbogen in seinem ganzen Umfange ziemlich scharf begrenzt und sein mit der Anlage der periotischen Kapsel in Verbindung tretendes proximales Ende lässt den Annulus stapedialis erkennen.

Namentlich an den Frontalschnitten kann leicht beobachtet werden, dass eine Schichte von embryonalem Gewebe die zwei respectiven proximalen Enden von einander trennt.

In einem späteren Stadium, wenn der Mandibularbogen in seiner grössten Ausdehnung Charaktere eines reifen Knorpels bietet, lassen sich in der Gewebsmasse, welche im vorigen Stadium das proximale Ende des Mandibularbogens dargestellt hat, die knorpeligen Körper des Hammers und des Ambosses erkennen. Der Hammerkörper, welcher sich nach vorne in den Meckelschen Knorpel verlängert, bietet wie jener, das Aussehen eines reifen Knorpelgewebes dar.

Das Knorpelgewebe erscheint am Amboskopf weniger reif als am Hammer.

Zwischen Hammer und Ambos ist auch in knorpeligem Zustande eine partielle Vereinigung der Gelenkflächen zu sehen. — Sowohl von dem Körper des Hammers als auch von jenem des Ambosses gehen nach unten zwei Fortsätze ab: der Hammergriff und der lange Ambosschenkel, die ein umsoweniger reifes Gewebe zeigen, je weiter man unten gegen das Ende zu fortschreitet.

Nach hinten von dem Körper des Ambosses geht in ähnlicher Weise der kurze Fortsatz ab. Der lange nach unten und medialwärts gerichtete Ambosschenkel biegt sich stark an seinem Ende und tritt in ein inniges Verhältniss mit dem lateralen Rand des aus dem zweiten Kiemenbogen hervorgegangenen Annulus stapedialis.

In diesem Stadium ist keine Spur eines lenticularen Abschnittes (Os. Sylvianum) zu sehen.

Aus den von mir gewonnenen Resultaten erhellt, dass sowohl der Hammer wie der Ambos als Derivate des ersten Kiemenbogens angesehen werden dürfen. Der Körper des Ambosses stellt das proximale Ende des mandibularen Bogens dar.

Ich kann daher die Lehren Valentin's, Reichert's und Salensky's in ihren allgemeinen Zügen bestätigen; ich sehe mich aber veranlasst, einige wichtige Details anders aufzufassen.

Ich konnte in keinem Entwicklungsstadium, weder vor noch nach dem Auftreten des Knorpelgewebes, die Gegenwart jenes proximalen Abschnittes des Kiemenbogens nachweisen, welcher nach Valentin und Reichert einen Involutionsvorgang eingeht, und an der Bildung der Gehörknöchelchen keinen Antheil nehmen soll. Meine Untersuchungen haben ergeben, dass das proximale Ende des mandibularen Bogens seit seinem ersten Auftreten von der Anlage der periotischen Kapsel getrennt ist. Auch kann von einem eigentlichen Zusammenhang zwischen dem Hyoidbogen und dem kurzen Fortsatze des Ambosses (Valentin) nicht die Rede sein.

Ferner scheint die Erklärung Salensky's über die von ihm beobachteten Thatsachen nicht ganz richtig zu sein. [1])

Auf Grund meiner Wahrnehmungen kann ich die Angabe Salensky's, dass der mandibulare Zellenstrang sich an der Anlage der periotischen Kapsel befestigt, nicht bestätigen. Ebenfalls konnte ich nicht constatiren, dass die proximalen Enden der beiden Bogen miteinander durch embryonales Gewebe verbunden sind. — Ein Blick auf die Fig. 5 und 6 zeigt, dass allerdings zwischen diesen Enden eine Schichte von embryonalem Bindegewebe vorhanden ist; dasselbe kann aber absolut nicht als ein Verbindungselement angesehen werden, da es mit dem übrigen mesodermatischen Gewebe identisch ist.

Ferner habe ich die Einzelheiten in der Trennung des Hammers vom Ambos, wie diese von Salensky aufgefasst worden sind nicht bemerken können.

Schon die einfache Prüfung der von Salensky [15]) angegebenen Figuren, zur Erklärung dieser Entwicklungsweise der Gehörknöchelchen, lässt den Verdacht aufkommen, dass die von ihm erlangten Resultate zum Theil der von ihm angewendeten Präparationsmethode zuzuschreiben seien. In seiner Fig. 4 z. B.

---

[1]) Wenn man die Arbeit Salensky's durchnimmt, muss man annehmen, dass Salensky auch die vorknorpelige Anlage als Knorpel bezeichnet.

erscheint die ganze Anlage des Hammers kleiner als der kurze Fortsatz des Ambosses; der lange Ambosschenkel wird in Fig. 3 länger als in Fig. 4 abgebildet, welche letztere eine spätere Entwicklungsperiode darstellt.

Abgesehen jedoch von einigen Missverhältnissen in den Zeichnungen und von der allzu schematischen Darstellung derselben, ist andererseits nicht zu zweifeln, dass man durch die anatomische Präparationsmethode, welche Salensky geübt hat, ähnliche Bilder bekommen kann.

„Die anatomische Präparation stellt eine ziemlich schwierige Manipulation dar", wie dies auch der erfahrene Forscher selbst zugibt. In diesen ersten Entwicklungsstadien treten die Grenzen des Knorpels nicht sehr scharf hervor; das den Knorpel umhüllende embryonale Bindegewebe kann nicht vollkommen entfernt werden. Es kann in der That auch dem vorsichtigeren Anatomen leicht passiren, dass sammt dem embryonalen Bindegewebe auch die Ueberreste der vorknorpeligen Anlage um die Knorpelkerne entfernt werden.

Es war, meines Erachtens, die anatomische Präparation, welche den Autor zu einer mit meiner nicht übereinstimmenden Ansicht führte.

Ich kann mit Bestimmtheit behaupten, dass auch bei dem ersten Auftreten des Knorpels eine Verbindung zwischen beiden Enden der Kiemenbogen mittelst eines Bandes, wie dies Salensky angibt und abbildet, nicht nachzuweisen ist. In diesem Entwicklungsstadium ist der Reichert'sche Fortsatz schon in einem Involutionsvorgang begriffen. Von seinem oberen knorpeligen Endstücke, welches tiefer als der Steigbügel liegt, geht nur ein Zellenstrang ab, der mit dem lateralen Rand des Stapedialringes in Verbindung tritt und sich zum Theil mit der nächstliegenden vorknorpeligen Anlage des langen Ambosschenkels verbindet. Dieser Strang soll, meiner Ansicht nach, nur als ein bald schwindender Ueberrest des Hyoidbogens angesehen werden.

Ich behalte mir vor, in dem Capitel, welches von der Morphologie der Gehörknöchelchen handelt, die namentlich auf Grund der in der vergleichenden Anatomie aufgestellten Lehren Huxley's[25–27]) und Parker's[28–39]) durchzuprüfen und zu discutiren.

Ich will nur hier zwei embryologische Argumente widerlegen, welche in einem jüngsten, durch Reichthum des Materials und Sorgfalt der Details ausgezeichneten Werke Fraser's[79]) zur Stütze der Huxley'schen Lehre angeführt sind.

Nachdem Fraser den directen Zusammenhang zwischen dem proximalen Ende des Hyoidbogens und dem langen Ambosschenkel nicht nachzuweisen im Stande war, so nimmt er nur auf Grund der Thatsachen an, dass beide Skelettheile in derselben Richtung verlaufen, und dass sie dieselbe knorpelige Beschaffenheit aufweisen.

Diesbezüglich will ich nur hervorheben, dass es in ganz anderer Weise zu erklären ist, warum der lange Ambosschenkel, der mit dem lateralen Rande des Annulus stapediales zusammenhängt, beiläufig in der Verlängerung der Richtung des Hyoidbogens zu liegen kommt. In der That hat sich dasselbe, in dem unmittelbar vorhergehenden Stadium bis zum benannten Rand des Ringes fortgesetzt.

Zu Gunsten der Lehre Huxley's spricht auch die Thatsache nicht, dass das obere Ende des Hyoidbogens ein, dem des langen Ambosschenkels ähnliches, Knorpelgewebe darbietet; die Beschaffenheit des Knorpelgewebes steht nicht nur in Beziehung zur Zeit des Auftretens, sondern wesentlich zu der morphologischen Bedeutung und der späteren Bestimmung der einzelnen Knorpelabschnitte.

Deckknochen.

Ueber die Art des ersten Auftretens der meisten Deckknochen des Schädels sind noch unsere Kenntnisse sehr mangelhaft. Die topographischen Verhältnisse der Deckknochen, welche zu dem mandibularen Bogen in Beziehung gebracht werden können, wurden von mir zur Zeit ihres ersten Auftretens bei menschlichen Embryonen studirt. Die Beschreibung ihrer weiteren Entwicklung soll nicht in vorliegender Arbeit, welche verhältnissmässig frühzeitige embryonale Stadien berücksichtigt, Platz finden.

Unterkiefer (vgl. Fig. 25). Der knöcherne Unterkiefer wurde schon von einer Reihe hervorragender Forscher, unter welchen ich Kölliker und Stieda nenne, zum Objecte eingehenden Studiums gemacht.

Im Gegensatz zu Strelzoff's Behauptung, nach welcher es höchst wahrscheinlich wäre, dass der ganze Unterkiefer im Knorpelgewebe präformirt sei, kann ich, mit Stieda übereinstimmend, die Unabhängigkeit des Knochengewebes von dem Meckel'schen Knorpel hervorheben.

Der Unterkiefer erscheint im Embryo sehr frühzeitig. Dieser ist in seinem vorderen Abschnitte (pars alveolaris) zuerst durch eine lange Strecke von zwei knöchernen, unten vereinigten Lamellen (mediale und laterale) vertreten, welche einen nach oben geöffneten Winkel begrenzen. In diesem Winkel liegen die Zahnkeime, die Arteria und Nervus alveolaris, und erscheinen in einem Gewebe eingebettet, welches durch seine Zartheit von dem umgebenden faserigen Bindegewebe sich differenzirt. Die mediale Lamelle ist bei Menschen mit ihrer Krümmung concentrisch zu der äusseren convexen Fläche des Meckel'schen Knorpels angeordnet und bleibt von dieser in einer fast constanten Entfernung.

Sowohl dem distalen, als auch dem proximalen Ende des Meckel'schen Knorpels entsprechend, verschwindet nach und nach die mediale Lamelle; die Portio coronoidea und condyloidea des Unterkiefers wird ausschliesslich durch die laterale Lamelle vertreten. Sehr frühzeitig tritt ein Verknöcherungspunkt in dem Meckel'schen Knorpel neben der Mittellinie ein. Zur Bildung der knorpeligen Gelenkfläche hat der Meckel'sche Knorpel gar keinen Antheil.

Os squamosum (vgl. Fig. 26). Das Os squamosum kommt in einer frontalen Ebene gleich hinter der Pars condyloidea des Unterkiefers und hinter dem Os jugale zum Vorschein, welches letztere als isolirte knöcherne Lamelle erscheint. Das Os squamosum wird gegen vorne von zwei Lamellen repräsentirt, die eine horizontal, concentrisch der oberen lateralen Fläche des Meckel'schen Knorpels gelegen, die andere vertical, sich mit der ersten unter Bildung eines fast rechten Winkels vereinigend, gestellt. Die horizontale Lamelle trägt später zur Bildung des Temporo-maxill. Gelenkes bei. An der Stelle, wo der Mandibularbogen in den Körper des Hammers sich fortsetzt, vereinigen sich die zwei Lamellen zu einer einzigen, welche mit ihrer Con-

cavität der äusseren oberen Fläche den Hammer-Amboskörper lateralwärts begrenzt.

Annulus tympanicus (vgl. Fig. 26). Der tympanale Ring erscheint in Form eines Kreises, welcher, gegen oben und hinten, den Körpern der zwei grösseren Knöchelchen entsprechend, unterbrochen erscheint. Dieser Ring ist in fast sagittaler Richtung zwischen dem nach hinten aufsteigenden oberen Stücke des Meckel'schen Knorpels und dem oberen, nach vorne und oben gekrümmten Abschnitte des Reichert'schen gelegen.

Wir können zur Klarheit folgender Darstellung drei Abschnitte an der Umrandung des tympanalen Ringes unterscheiden: einen Abschnitt, welcher unmittelbar unterhalb des proximalen Stückes des Meckel'schen Knorpels zu liegen kommt (vorderer oberer Bogenabschnitt); einen Abschnitt, welcher parallel mit dem letzten Stücke des Reichert'schen Knorpels verläuft (hinterer Bogenabschnitt), und einen dritten Abschnitt, welcher die zwei erstgenannten vereinigt (vorderer unterer Bogenabschnitt).

Es scheint mir, dass bis jetzt nicht die entsprechende Aufmerksamkeit der schon bekannten Thatsache (Magnus [17]), Baraldi [41]), Schwalbe) geschenkt wurde, dass gerade der unmittelbar unterhalb des Meckel'schen Knorpels gelegene Abschnitt des Annulus sich durch Grösse und Gestaltung deutlich von der übrigen Umrandung des Ringes differenzirt. Dieser Abschnitt erscheint thatsächlich in Form einer gekrümmten, mit der Concavität der unteren Oberfläche des Meckel'schen Knorpels gewendeten und in einer bestimmten Entfernung von dieser gelegenen Lamelle. Gegen hinten zu endet diese Lamelle unmittelbar vor der Stelle, wo der Meckel'sche Knorpel in den Hammer übergeht, frei; und vorne setzt sie sich theils mit einer ziemlich ausgesprochenen Wendung in den vorderen unteren, zwischen dem mandibularen und hyoidalen Knorpel gelegenen Abschnitt des Ringes fort; theils begleitet sie noch auf kurze Strecke den Meckel'schen Knorpel. Die beschriebene Lamelle dürfte wegen ihrer topographischen Lage in Beziehung zum mandibularen Bogen gebracht werden.

Der dünne dazwischen liegende Abschnitt des Ringes ist verhältnissmässig kurz, da die proximalen Enden der zwei Kiemenknorpel nur wenig von einander entfernt sind.

Der Hyoidknorpel convergirt proximal nach oben und vorne gegen den mandibularen. Der Abschnitt des Ringes, welcher vor dem Reichert'schen Knorpel nachläuft, führt zu diesem parallel eine Krümmung gegen oben aus und endet selbst frei, ungefähr in der Höhe, wo der Knorpel aufhört.

Dieser hintere Abschnitt des Ringes dürfte trotz seiner topographischen Lage nicht ohne weiteres in Beziehung zu dem Reichert'schen Knorpel gebracht werden, weil:

a) Er sich nicht durch Gestaltung und Durchmesser von dem intermediären Abschnitt des Ringes unterscheidet und vorne in diesen übergeht;

b) er nicht gegen die Oberfläche des Knorpels concav, wie es bei den anderen Deckknochen der Fall ist, erscheint.

c) er bei manchen Thierembryonen (Hundeembryonen) in einer ziemlich ansehnlichen Entfernung vom Reichert'schen Knorpel bleibt.

Der Annulus tympanicus sollte, meines Erachtens, als einziges Skeletelement angesehen, und ausschliesslich zu den Meckel'schen Knorpel in Beziehung gebracht werden. In ähnlicher Weise als der andere von uns bis jetzt beschriebene Deckknochen (Unterkiefer, Os squamosum), besteht er aus einer Lamelle welche durch Gestaltung und topographische Lage sich in Beziehung zu den Meckel'schen Knorpel bringen lässt, und aus einem Theile, welcher in Fortsetzung mit dieser Lamelle sich befindet.[1])

Processus folianus seu gracilis mallei (vergl. Fig. 26). Der Processus folianus stellt ein noch wenig bekanntes Gebiet der Anatomie des Hammers dar.

Robin und Magitot[19]) halten ihn als knorpelig präformirt.

---

[1]) Gegen die Behauptung einiger Autoren (Hagenbach, Baraldi[47]) bemerke ich, dass in keinem Entwicklungsstadium der Ann. tymp. in directe Berührung mit dem Meck. Knorpel tritt und somit keinen Druck auf letzteren ausüben kann.

Hagenbach bemerkt dass der lange Hammerfortsatz unabhängig entsteht, und dass das beträchtlichste Wachsthum desselben zu einer Zeit erfolgt, wo der Meckel'sche Knorpel zu verschwinden beginnt.

Reichert[9]) scheint diesen Fortsatz als einen Theil des Meckel'schen Knorpels zu betrachten, er drückt sich in der That in folgender Weise aus:

„J. F. Meckel, C. H. Weber, S. Valentin u. A. führen an, dass der Meckel'sche Knorpel über den Processus folii liegend, von ihm selbst ganz zu trennen sei. Doch kann ich mir diese Angabe nicht anders erklären, als dass es in seltenen Fällen wegen der mangelhaften Ossification vorkommt, dass dieselbe von den verknöcherten Anfange nur einseitig vorschreite und so Knochen und Knorpel von einem und demselben Theile nebeneinander liegen."

Magnus[17]) hebt hervor, dass der Processus gracilis intensiver als die Knöchelchen wächst und an dem unteren Umfange des Meckel'schen Knorpels, jedoch ohne allen Zusammenhang mit demselben, bleibt. Nach ihm liegt der Fortsatz in der Nähe des Annulus tympanicus, jedoch nicht zusammenhängend, unter oben vorsprünglichen Leistchen, welches den Hals des Hammers aufnimmt (dieses Leistchen wird von mir als vorderer oberer Abschnitt des Annulus tympan. bezeichnet).

Nach Kölliker[56]) entwickelt sich unmittelbar vor dem Annulus tympanicus von vorne nach hinten ein Stück von verknöchertem Bindegewebe, welches, obwohl in einer gewissen Entfernung von dem Meckel'schen Knorpel, in einer gemeinsamen faserigen Hülle mit diesem umgeben ist.

Aus meinen Wahrnehmungen geht hervor, dass der Processus gracilis bei seinem Auftreten im menschlichen Embryo vorne nicht ganz bis zum vorderen Rand des Annulus reicht und hinten frei in der Frontalebene des vordersten Theiles des Hammerkörper, ohne mit dem Annulus tympanicus oder mit dem Hammer in Verbindung zu treten, endet. Er ist in Form einer isolirten knöchernen Leiste, leicht concav gegen die untere mediale Fläche des Meckelschen Knorpels.

Hammer und Ambos entwickeln sich aus dem proximalen Ende des mandibularen Bogens.

Unterkiefer, Os squamosum, Annulus tympanicus und Processus gracilis mallei können als Deckknochen in Beziehung zum mandibularen Knorpel gebracht werden.

III.

Steigbügel. — Periotische Kapsel.

Steigbügel.

Wenn die Anschauungen schon über die Entwicklungsweise des Hammers und des Ambosses so auseinandergehen, so lässt sich erwarten, dass die Anschauungen über die Entstehungsart des Steigbügels — welcher wegen seiner geringen Dimensionen und seiner tiefen versteckten Lage der Untersuchung schwer zugänglich ist — noch verschiedenartiger seien.

Valentin[7,8]) bringt den Steigbügel mit dem ersten Kiemenbogen in Beziehung.

Nach Huschke[1]) sollen hingegen beide Knorpel der zwei ersten Kiemenbogen mit der Verschmelzung ihrer proximalen Enden zur Bildung des Stapes führen.

Burdach[4]) lässt den Stapes aus der Labyrinthwand entstehen.

Nach Reichert[9]) stammt dieses Element aus dem zweiten Kiemenbogen und ist durch eine lockere Substanz von dem Zungenbeinstück des zweiten Bogens getrennt. Diese lockere Substanz wandelt sich später in den Musculus stapedius um, während der hyoidale Knorpel als Eminentia pyramidalis der Paukenhöhle angehört.

Nach Günther[12, 22]) sollte der Steigbügel nicht aus dem zweiten, sondern aus dem ersten Kiemenbogen entstehen.

Magitot und Robin[19]) nehmen sowie für den Ambos, als auch für den Stapes eine gewisse Entwicklungsunabhängigkeit an.

Nach Bruch[15, 16]) soll der Stapes aus dem oberen Ende des Hyoidknorpels entstehen.

Parker[23–39]) vertritt die Ansicht, besonders auf Grund der vergleichenden Anatomie, dass auch bei den höheren Säugethieren der Steigbügel aus der knorpeligen periotischen Kapsel hervorgeht.

Nach Semmer[44]) erscheint der Stapes in Form eines Zellenhaufens dem proximalen Ende des Hyoidbogens entsprechend. Semmer hält es für wahrscheinlich, dass der Stapes aus dem zweiten Kiemenbogen sich herausbildet: er kann dieses jedoch nicht mit voller Bestimmtheit behaupten.

Hunt[57–61]) theilt nicht die Parker'schen Ansichten und ist geneigt, die Unabhängigkeit des Steigbügels, sowohl von den Kiemenbogen, als auch von der capsularen Wand anzunehmen.

Gruber[60, 61]) nimmt an, dass der Steigbügel, nicht aus dem knorpeligen zweiten Kiemenbogen, sondern aus dem Kopfwirbel, und

zwar aus derselben Bildungsmasse entsteht, aus welcher sich die Labyrinthkapsel entwickelt.

Nach Salensky[75]) entwickelt sich der Stapes unabhängig von den anderen Gehörknöchelchen. Der Steigbügel erscheint in Form eines Zellhaufens um einen, von ihm als Arteria mandibularis bezeichneten, arteriellen Ast, bekommt später die Form einer trapezoiden Platte, welche sich hiernach in eine fünfeckige und endlich in eine glockenförmige verwandelt.

Die Arteria mandibularis biegt sich um eine rinnenförmige Aushöhlung des vorderen Stapesschenkels und durchlöchert den Stapes. Nach Salensky trägt das proximale Ende des Hyoidbogens zur Bildung des Stapes nicht bei, es ist indess mittelst eines Ligaments mit den proximalen Ende des ersten Kiemenbogen verbunden.

Nach Fraser[79]) erscheint der Stapes in Form eines gefärbten ein Gefäss umgebenden Ringes, und ist somit von der Labyrinthwand und von dem zweiten Kiemenbogens unabhängig.

Kölliker[56]) spricht sich nicht zu Gunsten einer bestimmten Theorie aus, wie aus dem folgenden Satze hervorgeht (pag. 478): „In erster Linie bemerke ich, dass ich nach meinen bisherigen Wahrnehmungen Parker's und J. Gruber's Angaben, denen zufolge der Steigbügel mit dem knorpeligen Labyrinthe ursprünglich eins sein soll und erst in zweiter Linie von derselben sich abgrenze, nicht zu stützen vermag. Bei Kaninchen derselben Grösse, wie diejenigen, die Gruber untersuchte, und bei noch etwas jüngeren fand ich den Steigbügel schon deutlich vom knorpeligen Labyrinthe abgegrenzt und habe ich überhaupt bisher kein Stadium gefunden, in dem Labyrinth und Steigbügel im Knorpelzustande eins gewesen wären. Dagegen ist allerdings zugegeben, dass Labyrinth und Stapes vom Zeitpunkte des ersten Deutlichwerdens beider Theile an, durch eine ganz dünne Faserlage so miteinander verbunden sind, wie etwa die Anlage der knorpeligen Rippen und Wirbel oder diejenigen von Hammer und Ambos, so dass, wenn auch nicht im Knorpelzustande, so doch möglicherweise in der ersten weichen Anlage beide Theile zusammenhängende Gebilde sind. Auf der anderen Seite ist es mir bis anhin auch nicht geglückt, eine Verbindung des Steigbügels mit dem Reichert'schen Knorpel zu finden, vielmehr kann ich mit voller Bestimmtheit behaupten, dass eine solche beim knorpeligen Zustande der Theile nicht einmal durch Bandmasse statthat, wenn auch Steigbügel und oberes Ende des Reichert'schen Knorpels sich sehr nahe liegen."

Wenn wir die einzelnen Ansichten über die Entstehungsart des Steigbügels zusammenfassen, so können wir sie in folgenden Gruppen vereinigen:

I. Der Stapes entwickelt sich unabhängig von den Kiemenbogen und der Labyrinthkapsel (Magitot et Robin, Hunt, Salensky, Fraser).

II. Der Stapes entwickelt sich aus dem Kiemenapparate, und zwar:

a) Aus der Verschmelzung der proximalen Enden der beiden Kiemenbogen (Huschke).

b) Aus dem ersten Kiemenbogen (Valentin, Günther).

c) Aus dem zweiten Kiemenbogen (Reichert, Bruch, Semmer).

III. Der Stapes geht aus der Labyrinthwand hervor (Burdach, Parker, Gruber).

Inmitten so verschiedener Theorien sind es zwei Lehren, diejenigen, welche wegen ihres speciellen Werthes um den Sieg kämpfen, die Eine, die wir die Reichert'sche Lehre bezeichnen möchten und nach welcher der Steigbügel aus den zweiten Kiemenbogen hervorgeht; die Andere (Parker's und Gruber's Lehre), wonach der Steigbügel aus der Labyrinthwand sich entwickelt.

Die Ergebnisse meiner Untersuchungen zeigen, dass der Entwicklungsvorgang des Steigbügels in Wirklichkeit viel complicirter ist, als es die verschiedenen Autoren in ihren vielfältigen Hypothesen hätten ausdenken können, und dass die beiden erwähnten Lehren nur zum Theile den embryologischen Thatsachen entsprechen und einer gegenseitigen Ergänzung bedürfen.

Wenn wir die im ersten Theile der vorliegenden Arbeit ausführlich beschriebenen Vorgänge resumiren, so gelangen wir dahin festzustellen, dass der Steigbügel des Menschen und der höheren Säugethiere aus zwei embryologisch und morphologisch ganz verschiedenen Elementen hervorgeht, und zwar:

a) erstens aus dem von dem zweiten Kiemenbogen gebildeten Annulus stapedialis,

b) zweitens aus der von der Wand der Labyrinthkapsel sich differenzirenden Lamina stapedialis.

Zur Zeit als im Embryo das eigentliche Knorpelgewebe noch nicht vorhanden ist und die einzelnen Skelettheile durch Stränge und Anhäufungen runder, dicht aneinanderliegender Zellen dargestellt erscheinen, umgiebt das proximale Ende des mit der Anlage der Gehörkapsel in Verbindung tretenden hyoidalen Zellen-

stranges einen arteriellen Gefässast (Art. stapedialis) und bildet somit einen vollständigen Zellenring (Annulus stapedialis). Dieser Ring ist von dem proximalen Ende des mandibularen Zellenstranges durch eine Schichte von indifferentem embryonalem Gewebe getrennt. Er befindet sich an der Seite der Labyrinthblase und hängt medialwärts mit der Anlage der Labyrinthkapsel zusammen, liegt hinter der Carotis, vor dem VII. (d. h. Facialis) und vor der Vena jugularis. Die Vena jugularis, die in diesem Stadium seitwärts von der Labyrinthblase vorüberzieht, trennt den Stapedialring von der Anlage des äusseren Bogenganges.

In einer späteren Entwicklungsphase, in welcher sich schon Knorpelgewebe vorfindet und die Jugularvenen beiläufig jene Lage eingenommen, die sie beim Erwachsenen beibehält, differenzirt sich die Stelle der Gehörkapsel, an welcher der mediale Rand des Ringes sich anlegt, allmälig von der übrigen capsularen Wand, und bildet eine Knorpelplatte mit einer Concavität, die dem medialen Rande des ihr anliegenden Ringes entspricht, Lamina stapedialis. Die Differenzirung erfolgt zuerst durch eine besondere Anordnung der Zellen und später auch durch das Hineindringen von Bindegewebselementen von der tympanalen Seite her in das capsulare Gewebe. Die Lamina stapedialis füllt die künftige Fenestra ovalis aus, und um ihren Rand herum bildet sich das Stapediovestibulargelenk aus.

Die sogenannte Platte des Steigbügels wird demnach durch das Aneinanderlegen eines Theiles des stapedialen Ringes und eines Theiles der periotischen Kapsel gebildet.

Die Zellen der Lamina stapedialis besitzen ganz und gar nicht die cariokinetische Thätigkeit, welche die Zellen der anliegenden Partie des Ringes auszeichnet. Der Ring vertieft sich nach und nach in das Gewebe der Lamina; dieselbe erscheint dadurch dünner, ihre Zellen werden gedrängt und zum Theil atrophisch. Andererseits tragen die Bindegewebsfasern, welche, entsprechend dem künftigen Ligamentum annulare, von der tympanalen Seite her in das Gewebe eindringen, dazu bei, einen Theil der Zellen zu verdrängen. Obwohl nun die beiden anliegenden Knorpelstücke in directe Berührung treten, dürfte eine

innige Verschmelzung der entsprechenden Gewebe nur in beschränktem Maassstabe stattfinden; die Lamina stapedialis scheint sogar einen Involutionsvorgang einzugehen.

Der Steigbügel geht also nicht ausschliesslich, wie Reichert lehrt, aus dem zweiten Kiemenbogen und auch nicht ausschliesslich, wie Parker und Gruber behaupten, aus der Labyrinthwand hervor; der Steigbügel ist vielmehr das Resultat dieser beiden Elemente, und die genannten Lehren müssen eben in diesem Sinne abgeändert werden. Was nun jenen Theil betrifft, welcher aus dem Kiemenbogen hervorgeht, kann ich mit voller Bestimmtheit behaupten, dass er von dem Zeitpunkte seines ersten Deutlichwerdens in Form eines von der Arteria stapedialis durchlöcherten Ringes erscheint.

Es ist wohl wahr, was Kölliker, Semmer u. A. angeben, dass, nämlich beim knorpeligen Zustande der Theile das proximale Ende des Hyoidbogens nicht bis zum Annulus stapedialis verfolgt werden kann; aber ich muss betonen, dass in einem vorhergehenden Stadium, zur Zeit als sich Knorpelgewebe noch nicht vorfindet, der betreffende Zellenstrang bis zum Annulus reicht. Ich habe mich davon überzeugen können bei 15 Mm. langen Katzenembryonen, sowohl in horizontaler Schnittserie (vergl. Fig. 1 bis 4[1]), als auch in sagittaler Schnittserie (vergl. Fig. 5, 5A, 6) und in frontalen Schnitten.

Bei den in Rede stehenden Embryonen sind die distalen Enden des mandibularen Zellenstranges von einander ziemlich weit abstehend. In der Gehörblase findet man nun die erste Andeutung des Sacculus. Der mediale Rand des Ringes hängt bei seinem vorknorpeligen Zustande mit der Anlage der Kapsel zusammen, jedoch nicht durch faseriges Gewebe, welches zu dieser Zeit noch nicht aufgetreten ist, sondern nur durch Verschmelzung der betreffenden Zellenanhäufungen. Desgleichen kann auch in diesem Stadium von einer Verbindung des Ringes mit dem ersten Kiemenbogen gar nicht die Rede sein, erst in einem späteren Stadium steigt der lange Ambosschenkel gegen den lateralen Rand

[1]) Die ausführliche Erklärung dieser Abbildungen ist in der ersten Abtheilung zu sehen.

des Ringes herab, und vereinigen sich die Grenzschichten der naheliegenden Theile.

Anlangend die Form des Ringes, habe ich in Uebereinstimmung mit Fraser constatiren können, dass sie, wenigstens in den ersten Stadien, einem vollkommenen Kreise entspricht. Da der Ring gegen die Horizontalebene von vorne nach hinten und von innen nach aussen herabsteigt, so trifft ihn ein horizontaler Schnitt in schiefer Richtung. In den untersten geführten Schnitten, bekommt man nur seinen hinteren und äusseren Rand zu sehen, in den mittleren Schnitten kann man den ganzen Ring schief getroffen erhalten (s. Fig. 7).

In den oberen Schnitten kommt nur der obere mediale Rand zum Vorschein.

Nur durch Vergleich der aufeinander folgenden Schnitte ist es möglich, eine richtige Idee über die Gestaltung des Ringes zu gewinnen, und umso besser, wenn man die in verschiedenen Richtungen geführten Schnitte miteinander vergleicht. So kommt es vor, dass die unregelmässige Gestaltung des von Salensky in seiner Fig. 11 a abgebildeten Ringes, dem Umstande zugeschrieben werden muss, dass der Ring schief getroffen wurde.

Auch in meiner Fig. 7 erscheint der Ring nicht vollkommen kreisförmig; die leichten Unregelmässigkeiten seiner Contouren können jedoch mit der schiefen Richtung der Schnittebene in Beziehung gebracht werden; der hintere äussere Rand erscheint in seinem obersten Theile, der vordere mediale in seinem untersten Theile getroffen.

Auch das Aussehen des Ringes bei den Frontalschnitten kann zu Missdeutungen Anlass geben. Eine der häufigsten Erscheinungen, welche zu irrthümlichen Auffassungen führen kann, ist das Bild des undurchlöcherten Stapes, welches man erhält, wenn der Schnitt auf den hinteren oder vorderen Schenkel fällt, ohne das, in diesem Stadium relativ enge, Loch zu treffen. In späteren Stadien behält der Ring eine ziemlich regelmässige Form. Bei Menschen kann man die Ueberzeugung gewinnen, dass in einer Phase, wo die Involution der Arteria stapedialis fast vollständig ist, der Ring eine ziemlich gleiche Dicke an seinem lateralen und medialen Rande aufweist.

Das ist in Fig. 9 und 10 (Ann. st.) deutlich zu sehen, bei welchen der Ring frontal geschnitten erscheint.

Vergleiche man hingegen Fig. 11 (Menschen) und Fig. 8 (Katze), so findet man, dass die Ränder, schief getroffen, eine verschiedene Dicke aufweisen.

Bei seiner weiteren Ausbildung vertieft sich der Ring allmälig in die Lamina stapedialis, welche dünner wird und verschmilzt bald mit den Resten desselben. Erst in diesem Stadium fängt es an, die typische Form des Steigbügels der Erwachsenen anzunehmen.

In Bezug auf den Verlauf der Gefässe bei dem ersten embryonalen Stadium, vermag ich nicht, die Salensky'schen Anschauungen zu bestätigen.

Jenes Gefäss, welches dorsal von dem stapedialen Ring und von dem Facialis liegt, ist, nach Uebereinstimmung aller Autoren (Fraser, Kölliker, Parker) nicht die Carotis, sondern die Vena jugularis.

Wie aus meiner topographischen Darstellung hervorgeht, verläuft die Carotis in diesem Stadium längs der hinteren Darmwand zu beiden Seiten der Mittellinie und entspricht dem Gefässe, welches als Art. mandibularis in den Salensky'schen Figuren dargestellt ist.

Die Carotis ist in meinen Figuren 1 bis 4 mit Ca bezeichnet. In der Höhe der Labyrinthblase sendet die Carotis nach hinten und lateralwärts ein kurzes Gefässästchen ab, welches unmittelbar unterhalb des Annulus stapedialis sich in zwei Aeste verzweigt: der eine wendet sich nach oben, geht durch den Ring hindurch um dann nach vorne gegen das Ganglion Gasseri und das Auge hin zu verlaufen (Art. stapedialis), der zweite Ast begleitet gegen unten den Hyoidbogen und verläuft lateralwärts von dem Ganglion des neunten Nervens (Art. hyoidea).

Fast in der Höhe des gemeinsamen Astes der Arteria stapedialis und der Arteria hyoidea, trennt sich von der Carotis eine Arterie ab (Arteria mandibularis), die mit einer Wendung um das hintere Ende des tubotympanalen Raumes, die Chorda tympani begleitet, und mit derselben dann in das Gewebe des ersten Kiemenbogens eintritt.

Indem der cochleare Abschnitt der Labyrinthblase sich nach vorne entwickelt, wird der Stamm der Carotis von demselben nach unten und vorne gedrängt. Zuerst ändern sich die vasculären Verhältnisse in merklicher Weise. Die A. hyoidea und mandibularis gehen sehr frühzeitig einen vollständigen Involutionsvorgang ein. Auf diese Art verschwindet der gemeinsame Ast der Art. stapedialis und hyoidea, welcher früher fast in der Höhe des Stapedialringes aus der Carotis entsprang, und die länger gewordene Art. stapedialis entspringt jetzt isolirt aus der Carotis unten und vorne von der Labyrinthkapsel. Diese zweite Art des Verlaufes der Arteria stapedialis entspricht der von Fraser beschriebenen.

Auch Salensky schreibt einen derartigen Verlauf der von ihm bezeichneten Arteria mandibularis zu, welche der Arteria stapedialis entspricht; aber Salensky lässt sie von einem Gefässe abstammen, welches, wie wir oben gesehen, als Vena jugularis anzusehen ist.

Indem ich mir vorbehalte, später die Arteria stapedialis vom morphologischen Standpunkte aus zu besprechen[1]), will ich hier nur hervorheben, dass es nicht richtig ist zu sagen, dass die Arteria stapedialis den Zellhaufen durchlöchert, welcher die erste Anlage des Steigbügels darstellt. In der That ist das proximale Ende des Hyoidbogens dasjenige, welches von seinem ersten Deutlichwerden an sich um die Arteria herumwindet und auf diese Art den Ring bildet; und da es sich von hinten, unten und aussen gegen vorne, oben und innen herumwindet, um mit der Anlage der periotischen Kapsel in Verbindung zu treten, so kommt damit die oben erwähnte schiefe Lage des Ringes zu Stande.

Die Arteria stapedialis erleidet, ähnlich wie die Arteria mandibularis und die Vena jugularis, einen Involutionsvorgang.

Indessen habe ich bei den von mir untersuchten Embryonen nicht constatiren können, dass das Ringloch Hand in Hand mit dem Verschwinden der Arteria enger geworden wäre, wie dies der glockenförmig abgebildete Stapes Salensky's vermuthen

[1]) Vergl. V. B. d.

lässt. Ich habe vielmehr gefunden, dass die Involution der Arteria keinen Einfluss auf die Gestaltung des Steigbügels ausübt.

Die von mir constatirte Thatsache, dass die Arteria stapedialis in einem der ersten Entwicklungsstadien aus der Carotis gemeinsam mit einer Arteria entspringt, welche längs des zweiten Kiemenbogens herabsteigt (Arteria hyoidea), und dass in einem späteren Stadium die Arteria stapedialis mit der hyoidea einen und denselben Stamm bildet, berechtigt uns, diese Gefässe als analog zu jenen des III. und IV. Kiemenbogens und zu der rudimentären Arteria mandibularis des I. anzusehen. Demnach ist es die Arteria des zweiten Kiemenbogens selbst, welche den Stapes durchgeht und das wäre ein weiterer Grund, wenn es noch eines solchen bedürfen sollte, für den Beweis des innigen Zusammenhanges zwischen Stapedialring und zweiten Kiemenbogen.

Lamina stapedialis. Die Lamina stapedialis ist derjenige Theil des Stapes, welcher sich aus der Labyrinthwand entwickelt.

Der histologische Vorgang der Differenzirung findet beim menschliche Embryo zur Zeit statt, als der betreffende Abschnitt der Knorpel schon das Aussehen eines ziemlich reifen Knorpelgewebes bietet; die Differenzirung beginnt zuerst oben und hinten. — Wir haben hierin das Beispiel der Trennung eines einzigen Knorpelstückes während der embryonalen Entwicklung.

An der Peripherie der Lamina bildet sich später das Stapediovestibulargelenk; das Ligamentum annulare entsteht nicht nur durch Hineindrängen von faserigem Gewebe in den Knorpel, sondern auch, was besonders deutlich bei Katzen- und Kaninchenembryonen zu sehen ist, durch directe Umwandlung der zunächst liegenden Knorpelzellen in faseriges Gewebe.

In Betreff auf die Form und der Anordnung des Ligamentum annulare bei Menschen kann ich die Angabe Eysell's und Buck's bestätigen.

Reichert'scher Knorpel.

Das proximale Endstück des Hyoidbogens, unmittelbar unterhalb des Annulus stapedialis wird nie knorpelig und ver-

schwindet in einem späteren Stadium ganz. Das übriggebliebene proximale Stück des Hyoidbogens reicht kaum bis zur Höhe des Promontoriums und wird als Reichert'scher Knorpel bezeichnet, da Reichert zuerst in exacter Weise diesen Knorpel beim Embryo beschrieben hat. — Nach Reichert wandelt sich ein proximaler Abschnitt des Hyoidknorpels in den Musculus stapedius um, und der übrig gebliebene Theil gehört als Eminentia pyramidalis der Paukenhöhle an.

Bei einer von Fraser angegebenen Figur verbindet sich mittelst faserigen Gewebes das obere Ende des Reichert'schen Knorpels mit der unteren Fläche eines periotischen Fortsatzes.

Aus meinen Wahrnehmungen habe ich die Ueberzeugung gewonnen, dass das obere Ende des Reichert'schen Knorpels nicht in allen Fällen ein gleiches Verhalten aufweist.

Bei einem 8 Cm. langen menschlichen Embryo endet der Knorpel stumpf und frei, und es ist nicht seine Spitze, sondern seine laterale Fläche, welche mittelst faserigen Gewebes mit dem periotischen Fortsatze verbunden ist (vergl. die in Figur 14—18 dargestellte aufsteigende Schnittserie, wo man das plötzliche Aufhören des Knorpels constatiren kann).

Bei 4 und $4^1/_2$ Centimeter langen menschlichen Embryonen, ebenso wie in einer Reihe von Kaninchenembryonen, habe ich unzweifelhaft constatiren können, dass der Reichert'sche Knorpel mit dem periotischen Fortsatze knorpelig verschmilzt, manchmal unter Bildung einer deutlichen Raphe. Dieses darf, meines Erachtens, als der häufigste Fall angesehen werden.

Politzer[46]) gebührt das Verdienst, das Verhalten und die topographische Lage des Reicher t'schen Knorpels bei neugeborenen und erwachsenen Menschen untersucht zu haben.

Es würde mich zu weit führen, alle von ihm gewonnenen wichtigen Resultate auch blos zu resumiren. Ich will nur bemerken, dass nach Politzer's Untersuchungen sowohl bei Neugeborenen als auch bei Erwachsenen die Existenz eines bis in die Trommelhöhle reichenden oberen Abschnittes des Processus styloideus nachgewiesen werden kann. Der Knorpel, welcher vom Steigbügelmuskel und dem Facialis durch eine verschieden dicke Knochenlamelle getrennt ist, wird von einer starken faserigen

Bindegewebshülle umgeben; das Gebilde lässt sich aus seiner Hülle vollständig ausschälen. Der kolbige Kopf, welcher in einer grubigen Vertiefung unterhalb der Eminentia pyramidalis lagert, geht in einen seitlich zusammengedrückten Hals über, von welchem, jedoch nicht constant, nach vorne ein kurzer Fortsatz abgeht, unter welchem das untere, stiftförmige, zugespitzte Ende beginnt. [1])

Wie bekannt, hat Reichert und dann auch Huxley den Musculus stapedius als den Vertreter des intermediären Theiles des Hyoidbogens zwischen Annulus stapedialis und Reichert'schen Knorpel angesehen.

Leider kann ich nicht auf Grund meiner Beobachtungen diese Ansichten theilen.

Die Anlage des Musculus stapedius ist beim Embryo schon zu der Zeit zu sehen, wo das erwähnte intermediäre Stück des Hyoidbogens noch durch einen Zellenstrang repräsentirt erscheint. Auch später kommt der Musculus stapedius, was seine Lage betrifft, nicht in der Richtung des Reichert'schen Knorpels zu liegen, sondern, von der vorderen Fläche des periotischen Fortsatzes entspringend, reicht er weiter unten als das Ende des Reichert'schen Knorpels und bleibt an dessen hinteren medialen Seite (vergl. Fig. 14—18). Die Form des Muskels ist auch nicht geeignet, eine solche Auffassung zu bestätigen.

Periotische Kapsel.

Was die Entwicklungsweise der periotischen Kapsel betrifft, sind die Angaben in der Literatur sehr spärlich. Sie wurde in

[1]) Bei Menschen stellt der von Politzer beschriebene Proc. styloideus genetisch die knorpelige, resp. knöcherne Verschmelzung zweier morphologisch verschiedener Skeletabschnitte dar. Es vereinigt sich nämlich beim Embryo nach erfolgter Abtrennung des Ann. staped. (hyo-mandibulare) und Resorption des dazwischenliegenden Abschnittes (inter-hyale) der Ueberrest des proximalen Endes des II. Kiemenbogens (stilo-hyale) mit dem unteren Ende eines Fortsatzes, welcher aus der hinteren Partie der periotischen Kapsel abgeht (Processus periot. post.). Aus meinen diesbezüglichen Untersuchungen geht hervor, dass der Theil des Processus styl. Politzer's, welcher die hintere Wand der Trommelhöhle vorwölbt, nicht wie Reichert behauptet, dem hyoidalen, sondern dem periotischen Abschnitt desselben angehört.

der That bei der Erforschung der Entwicklung des inneren Ohres gewöhnlich nicht genügend berücksichtigt, und auch wenig beim Studium der Entstehungsweise der Skeletelemente des Mittelohres.

Zur eingehenden Besprechung der Einzelheiten, welche die periotische Kapsel in ihrem Entwicklungsgang aufweist, wäre es nothwendig, im Voraus die Entstehungsweise der epithelialen Labyrinthblase, auf welche die Kapsel sich modellirt, ausführlich zu schildern. Diese Besprechung würde mich zu weit von dem von mir vorgenommenen Thema führen. — In der vorliegenden Arbeit will ich nur einige wichtige, mit der Entwicklung der Skeletelemente des mittleren Ohres in Verbindung stehende Thatsachen hervorheben.

Ich habe mich bei Säugethieren, ähnlich wie Parker und Stöhr bei niederen Wirbelthieren, gegen die Behauptung Parker's überzeugen können, dass die sehr frühzeitig auftretende Anlage der periot. Kapsel beim Embryo in Form einer ganz isolirten Zellanhäufung an der unteren lateralen Wand der Gehörblase erscheint. Erst in späteren Entwicklungsstadien erfolgt die Vereinigung der Kapsel mit den Skeletelementen der Schädelbasis.

Die periotische Kapsel lässt betreffs ihrer embryonalen Entwicklungsweise drei Abschnitte an sich unterscheiden: nämlich eine hintere obere Partie, welche die Bogengänge aufnimmt (Pars canalium semicircularium); eine vordere untere, welche den Sacculus, den Canalis reuniens inferior, und das Anfangsstück der basilaren Windung des Ductus cochlearis aufnimmt (Pars vestibularis), und eine vordere obere, welche die eigentliche Cochlea einschliesst. Zur Zeit, wenn die hintere Partie eine echte Knorpelmasse stellt, in welcher die häutigen Bogengänge eingebettet sind, erscheint die cochleare Partie als eine von unreifem Knorpelgewebe repräsentirte dünne Lamelle, welche die Windungen des Ductus cochlearis und die cochlearen Ganglien und Nerven im embryonalen Bindegewebe eingebettet, umgibt, und die vestibulare Partie von einer kaum knorpelig gewordenen Lamelle vertreten.

Die periotische Kapsel weist die Labyrinthfenster noch nicht auf.

Diese Abschnitte gehen ineinander über; eine deutliche Raphe kommt nur zur Bildung, dem hinteren unteren und lateralen Theil der cochlearen Partie entsprechend. In der That setzt sich die Lamelle, welche an der tympanalen Seite die häutige Cochlea begrenzt, in die vestibulare Lamelle nicht fort, sondern sie biegt sich gegen das Centrum der Cochlea, (d. h. nach vorne, medialwärts und oben), dem Raume zwischen Basal- und Mittelwindung entsprechend. Zwischen dieser Lamelle und der vestibularen Lamelle entsteht auf diese Weise eine Raphe, welche oberhalb des künftigen ovalen Fensters zu liegen kommt, und in späteren Stadien mit dem differenzirten oberen Rand der Lamina stapedialis verwechselt werden kann.

Was die Entstehungsweise der Labyrinthfenster anbelangt, wäre es nicht genau im Sinne Kölliker's, zu behaupten, dass die zwei Fenster von Anfang an Stellen sind, wo das Knorpelgewebe fehlt.

Bei der Beschreibung der Entstehungsweise der Lamina stapedialis haben wir constatirt, dass bei keinem Entwicklungsstadium, dem ovalen Fenster entsprechend, die vorknorpelige Anlage oder das Knorpelgewebe fehlt; vielmehr setzt sich direct die knorpelige Lamelle anfangs in die übrige vestibulare Wand weiter fort.

Vor dem Auftreten des Knorpelgewebes ist auch keine Spur von runden Fenstern zu sehen; die vorknorpelige Anlage der Kapsel erscheint auch dem Fenster entsprechend ununterbrochen. Zur Zeit des Auftretens des Knorpels wird der entsprechende Abschnitt der vestibularen Wand nicht knorpelig, und bald treffen wir statt einer Anlage von Skeletelementen einfaches Bindegewebe, welches durchaus vom Gewebe der übrigen tympanalen Höhle nicht differenzirt ist.

Die Membrana tympani secundaria erscheint durch ihre Lage fast als Fortsetzung des inneren Perichondriums der vestibularen Lamelle, so dass dieselbe auf dem Boden eines kurzen Canals, welcher an Länge ungefähr der Dicke der vestibularen Wand gleich zu stehen kommt.

Der Stapes geht aus zweierlei morphologischen Elementen hervor und zwar: 1. aus dem vom zweiten Kiemenbogen gebildeten Annu-

lus stapedialis und 2. aus der von der Wand der Labyrinthkapsel sich differenzirenden Lamina stapedialis.

Der Hyoidbogen verliert bald jede Beziehung zum Annulus stapedialis und tritt in ein inniges Verhältniss zu einem periotischen Fortsatz, welcher von dem vestibularen Abschnitt der Kapsel abgeht.

IV.

Der tubo-tympanale Raum.

Die Entstehungsweise des tubo-tympanalen Raumes wird von den einzelnen Autoren in verschiedener Weise erklärt.

v. Baer[1]) betrachtet diesen Raum als eine von Schleimhaut ausgekleidete Ausstülpung der Rachenhöhle, welche dem Ohre entgegenwächst. v. Baer hebt ausdrücklich hervor, dass diese Ausstülpung erst dann beginnt, sobald die erste Kiemenspalte sich geschlossen hat, und zwar an derselben Stelle.

Hutschke[6]), Rathke[5]), Valentin[7–8]), Reichert[9]), Bischoff, Günther[12]) nehmen hingegen an, dass der tubo-tympanale Raum aus einem Theile der ersten Kiemenspalte hervorgeht.

Reichert beschreibt den Entwicklungsvorgang folgendermassen:

„Es verlängert sich nämlich die innere Abtheilung der Visceralspalte, welche durch Zwischenlagerung von Substanz von der äusseren getrennt ist, durch die Entwicklung der umliegenden Bildungsmasse in einen Canal. Derselbe wird von der, zwischen dem zweiten und dritten Visceralbogen entstehenden, dann aber nach vorne gegen den ersten Visceralfortsatz verwachsenden Labyrinthanlage des Ohres in der Nähe der verwachsenen Stelle eingeengt, und die ausserhalb der Einengung des Canals gelegene Partie zur Paukenhöhle umgebildet, während der übrig gebliebene Theil als Tuba Eustachii sich verlängert. — Wobei jedoch zu bemerken ist, dass die letztere nicht, wie Valentin anführt, in ihrem Umfange abnimmt, sondern wenn die Visceralspalte an ihrem unteren Ende etwas verwachsen, als innere Oeffnung der Eustachi'schen Trompete sich offenbart, wegen der einfachen Form des Theiles selbst an den Evolutionen der umliegenden Bildungsmasse wenig theilnehmend, einer rückgängigen Bildung unterworfen scheint, während sie jedoch jedenfalls an dem allgemeinen Wachsthum des Embryo Antheil hat. Die Richtung der Eustachi'schen Trompete ist gleich anfangs etwas von aussen und vorn nach innen und hinten geneigt, und verbleibt auch in dieser Lage."

[1]) Carl Ernst v. Baer. Ueber die Entwicklungsgeschichte der Thiere. 1828.

Hunt[58]) ist, nach seinen Untersuchungen über die Embryologie des Schweines, der Ansicht, dass die Eustachi'sche Röhre eine Ausstülpung der Schlundschleimhaut sei.

Nach Urbantschitsch ist die Anlage des Mittelohres keineswegs von den ersten Kiemenspalten abzuleiten, sondern ausschliesslich in den beiden Seitenbuchten der gemeinschaftlichen Mund-Nasen-Rachenhöhle zu suchen. Jener Abschnitt der Mundhöhle, welcher die beiden Seitentheile derselben ausmacht, metamorphosirt sich in der Weise, dass er nur durch einen schmalen Verbindungsspalt mit der Mundhöhle in Communication bleibt und auffällig erweitert wird. Die Auskleidung sämmtlicher dieser Höhlen ist vom äusseren Keimblatte gebildet.

Moldenhauer[62]) beschreibt auf eine andere Weise den Entwicklungsvorgang der Tuba: Schon zu einer Zeit, wo die Kiemenspalten noch geöffnet sind, erhebt sich an der inneren Seite des ersten Bogens, nicht fern von seiner Insertion an die Schädelbasis beiderseits ein Wulst, den Moldenhauer wegen seiner späteren Beziehungen zum Gaumenapparat als Colliculus palatinus bezeichnet. Derselbe nimmt die ganze Breite des Bogens ein, indem er vom Oberkieferfortsatz beginnend, bis zur ersten Spalte hinabstreicht. Durch Entstehen dieses Wulstes wird zwischen ihm und der hinteren Wand des Vorderdarmes eine Rinne gebildet, deren unterer oder hinterer Theil, wie die weitere Entwicklung lehrt, als erste Anlage des Mittelohres zu betrachten ist, und der daher als Sulcus tubo-tympanicus benannt werden kann. Denn, nachdem die beiden ersten Bögen miteinander verwachsen sind, wird die Rinne nicht etwa dadurch vertieft, dass zwischen dem Bogen der der Rinne benachbarte Abschnitt der Spalte sich offen erhält, sondern dadurch, dass die Wülste mehr und mehr nach dem Lumen des Darmes vordrängend, allmälig das dorsalwärts vor ihnen gelegene Stück desselben von dem übrigen Abschnitte trennen. Durch weitere Wachsthumvorgänge wird die früher grosse spaltförmige Communication der Tuben-Paukenhöhlenanlage mit dem Darm nach und nach verengt und zuletzt bis auf eine kleine Oeffnung — die vordere Tubenmündung — geschlossen. Dieselbe ist zwar in der Gegend der früheren ersten Kiemenspalte gelegen; sie aber als unverschlossene innere Mündung derselben auffassen zu wollen, ist nach Moldenhauer nicht statthaft."

Kölliker[56]) vertheidigt die Reichert'sche Lehre: Die Paukenhöhle und die Tuba Eustachii entwickeln sich unzweifelhaft aus dem medialen Theil des hinteren Abschnittes der ersten Kiemenspalte, welche jedoch nicht ohne weiteres und unmittelbar zu diesen Theilen sich umbildet, sondern in einen nach aussen, oben und hinten gerichteten Fortsatz auswächst, der wesentlich zur Paukenhöhle sich gestaltet, und daher nach Analogie einer von Moldenhauer angewandten Bezeichnung Canalis tubo-tympanicus genannt werden kann."

Und weiter unten: „Stimme ich darin mit Moldenhauer überein, dass ich die Hohlräume des mittleren Ohres nicht einfach aus den wenig veränderten inneren Resten der ersten Kiemenspalte ableite, sondern eine Verlängerung derselben an der äusseren Seite der Cartilago petrosa nach oben und hinten annehme."

Wenn man die verschiedenen Ansichten über die Entwicklungsweise des tubo-tympanalen Raumes durchprüft, so gewinnt man nur mit Schwierigkeit eine richtige Idee über die eigentliche Auffassung der Autoren.

Die hauptsächlichste Ursache hiervon ist, meines Erachtens, eine unzureichende Terminologie.

Das was Kölliker Canalis tubo-tympanicus bezeichnet, hat absolut nichts zu schaffen mit dem Sulcus tubo-tympanicus Moldenhauer's; was Urbantschitsch eine seitliche Ausstülpung der Mundrachenhöhle nennt, hat eine ganz andere Bedeutung als die seitliche Ausstülpung der hinteren Darmwand im Sinne v. Baer's und Moldenhauer's.

Wenn man bei der Unbestimmtheit der gebrauchten Ausdrücke Sorge trägt, die Ansichten der Autoren richtig aufzufassen, so gelangt man zur Aufstellung dreier verschiedener Lehren, die die Entstehungsweise des tubo-tympanalen Raumes erklären sollen:

I. Der tubo-tympanale Raum geht aus einer gegen das Ohr wachsenden Ausstülpung des Darmcanals hervor (v. Baer, Hunt, Moldenhauer).

II. Der tubo-tympanale Raum bildet sich aus der offen gebliebenen inneren Hälfte der sogenannten Hyomandibularspalte (erste Kiemenspalte) (Reichert, Kölliker).

III. Der tubo-tympanale Raum entsteht aus dem Abschnitte des Darmcanals, welcher zu den Seiten des Schädels an der Basis des ersten Kiemenbogens zurückbleibt und vielleicht auch zum Theile aus einem kleinen Abschnitte unterhalb derselben (Urbantschitsch).

Um einen klaren Begriff über die Topographie des fraglichen Raumes zu erlangen, halte ich es für nöthig, die Aufmerksamkeit der Leser auf das Schema in Fig. 19 zu lenken. Dieses Schema stellt in frontaler Ansicht jenen Raum dar, welcher bei einem

Katzenembryo zu beiden Seiten des Schädels, medialwärts der zwei ersten Kiemenbogen zurückbleibt, zur Zeit als der mittlere Theil der ersten Kiemenspalte im Begriffe ist, sich zu schliessen. *a* bezeichnet den Vereinigungspunkt der zwei gegeneinanderliegenden Flächen der Kiemenbogen (vergl. auch Fig. 20 A), *b* und *c* veranschaulichen die Insertionsstelle des ersten und zweiten Kiemenbogens an der Basis des Schädels; die Linie *ab* bezeichnet die untere innere Fläche des ersten Kiemenbogens; *ac* die innere obere Fläche des zweiten; *bc* die Wand der Schädelbasis.

Aus diesem, den natürlichen Verhältnissen vollkommen entsprechenden Schema, ist zu entnehmen, dass die innere Hälfte der ersten Kiemenspalte von dem zwischen den inneren Flächen der Kiemenbogen und der Schädelbasis entstandenen Raume gar nicht unterschieden werden kann; die beiden Flächen, welche die Kiemenspalte begrenzen, gehen durch eine Krümmung in die innere Fläche der Kiemenbogen über.

Dessenungeachtet ist es geboten, eine Unterscheidung zum besseren Verständniss der Verhältnisse festzustellen.

Der mit *adf* bezeichnete Raum kann als die innere Hälfte der ersten Bronchialspalte angesehen werden, der zurückbleibende grössere Raum *dfcb* wird von den inneren Flächen der Kiemenbogen und von der Schädelbasis begrenzt. In diesem Raum kann das mit dem Mandibularbogen im Zusammenhang stehende Segment *dbe* als Mandibularspalte, und das zu dem zweiten Kiemenbogen in Beziehung tretende Segment *fce* als Hyoidalspalte betrachtet werden. In dem in Fig. 19 abgebildeten dreieckigen Raume können wir neben der hyomandibularen Spalte (eigentliche Kiemenspalte) die mandibulare und die hyoidale Spalte unterscheiden.

Nach Reichert und Kölliker soll sich der Raum *adf*, nach Urbantschitsch hingegen den Raum *dbcf* in die Cavitas tympanica umwandeln. Hunt und Moldenhauer sprechen indessen diesem ganzen Raumabschnitte jeden Werth an der Bildung der Eustachi'schen Röhre und der tympanalen Höhle ab.

Die Resultate meiner eigenen Untersuchungen führen mich zur Unterscheidung von zwei Phasen in der embryonalen

Entwicklung des tubo-tympanalen Raumes. In der ersten Phase, zur Zeit als die Entwicklung der anliegenden Skelettheile erfolgt, erleidet dieser durch das Wachsthum der genannten Theile verengerte Raum einen partiellen Involutionsgang. Sobald aber einmal die definitive Form der Skelettheile annäherungsweise vorgebildet ist, schreitet erst in der zweiten Phase der tubo-tympanale Raum in seiner Entwicklung fort, und breitet sich sein hinteres Ende zu einer eigentlichen Höhle aus.

Der Einengungsvorgang des tubo-tympanalen Raumes findet hauptsächlich nach zwei Richtungen statt, in der einen von Seite zu Seite, d. i. nach der frontalen Richtung, und in der anderen von hinten gegen vorne, d. i. in sagittaler Richtung hin.

Die Involutionsphase umfasst die Zeit von dem ersten Deutlichwerden der Anlage der Skelettheile bis zu ihrer annäherungsweisen Ausbildung, und kann in drei Stadien unterschieden werden:

Das erste Stadium, bei welchem nur die erste Andeutung der Skelettheile anzutreffen ist (Fig. 20 und 20 A).

Das zweite, wo sich vorwiegend das proximale Ende des zweiten Kiemenbogens ausbildet (Fig. 21 und 21 A).

Das dritte, bei welchem sich das proximale Ende des ersten Kiemenbogens entwickelt und das Ende des Hyoidbogens einen Involutionsvorgang eingeht (Fig. 22 und 22 A).

Bei dem ersten Stadium entsprechen die Form und die Beziehungen des tubo-tympanalen Raumes der in dem Schema (Fig. 19) mit vollen Contouren dargestellten und von mir schon besprochenen Grenzen.

Bei dem zweiten Stadium erfolgt die Einengung von einer zur anderen Seite, hauptsächlich dadurch, dass durch Wachsthum der cochlearen Partie der Kapsel und des Promontoriums die mediale Wand *b e c* nach aussen vorgedrängt wird. Der Punkt *e* geht in e^1 über, und die früher dreieckige Form des Querschnittes des tubo-tympanalen Raumes erhält das Aussehen zweier in einander zusammenfliessender Spalten, $a\,b\,e^1$, $a\,c\,e^1$. In der Richtung von hinten nach vorne ist es das proximale Ende des Hyoidbogens, welcher durch seine Wendung nach vorne und innen das hintere Ende der betreffenden Hyoidalspalte verschliesst. In diesem Stadium ist die Tuba gegen hinten zu nur durch die

mandibulare Spalte und einen Theil der ersten Kiemenspalte repräsentirt (vergl. Fig. 21 und 21A).

Bei dem dritten Stadium gehen der Hammergriff und der lange Ambosschenkel von dem proximalen Ende des mandibularen Bogens (Hammer- und Amboskörper) nach abwärts, und indem sie gegen das Labyrinth zu wachsen, üben sie einen beträchtlichen Druck auf die Wand der mandibularen Spalte dem Punkte *d* entsprechend aus. Der Punkt *d* rückt in Folge des weiteren Wachsthums der obgenannten Fortsätze in d_1 ein, so dass die gegenüberliegenden Wände an dieser Stelle in Berührung kommen. Es erfolgt hier ein eigentlicher Schluss des betreffenden Abschnittes der mandibularen Spalte. Beim Menschen setzt sich diese Verschliessung nach unten gegen den oberen Theil der Hyoidalspalte fort, wo sie bedingt wird durch den Druck des Promontoriums auf den mittleren Abschnitt des Hyoidbogens. Ueberdies vervollständigt sich der Verschluss des mittleren Abschnittes der ersten Kiemenspalte, so dass der in *a* befindliche Winkel sich abrundet, und der Punkt *a* mit a_1 zusammenfällt. Was die Einengung von hinten nach vorne in diesem Stadium betrifft, so erhält sich nach hinten die von den beiden Fortsätzen obenerwähnte bedingte Verschliessung, während der Rückgangsprocess, den das proximale Ende des zweiten Kiemenbogens erfährt, neuerdings die Verlängerung des untersten Abschnittes der Hyoidspalte gestattet.

In diesem Stadium ist also der tubo-tympanale Raum durch die Hyoidspalte und das unterste Segment der Mandibularspalte vertreten. Das oberste Segment dieses letzteren und die erste Kiemenspalte sind verschlossen.

Es ist in diesem Stadium bemerkenswerth, dass sowohl das proximale Ende des mandibularen Knorpels, als auch das des Hyoidknorpels zu Bildung zweier Wülste Anlass geben.

Die Anschwellung des proximalen Endes des Mandibularbogens, aus welcher Hammer und Ambos hervorgehen, liegt in einem höheren Niveau als das obere Segment der mandibularen Spalte und unmittelbar lateralwärts und hinten von der hinteren Darmwand.

Dieses proximale Ende bedingt eine Einstülpung der Wand in Form eines Wulstes (Colliculus mandibularis[1]), der, wie wir später sehen werden, dem Colliculus palato-pharyngeus Moldenhauer's entspricht. Das knorpelige Ende des Hyoidbogens (resp. des Reichert'schen Knorpels) veranlasst eine ähnliche Ausstülpung an dem hintersten Abschnitt der Hyoidspalte (Colliculus hyoidalis). Diese beiden Wülste bestehen aus mesoblastischem Gewebe, da die betreffenden Knorpelabschnitte in einer gewissen Entfernung von den Epithelüberzug der Höhlen bleiben.

Bezüglich der ersten Entwicklungsphase können wir also mit Recht behaupten, dass der tubo-tympanale Raum einen Rückgangsprocess erleidet, und wenn auch nicht im absoluten Sinne, weil die Wände, die ihn begrenzen, sich an dem allgemeinen Wachsthum des Embryo betheiligen, so geschieht dies doch in relativem Masse.

In einer zweiten Entwicklungsphase, sobald einmal die definitive Form der Skelettheile annäherungsweise vorgebildet ist, beginnt der tubo-tympanale Raum sich auszubreiten. Um den Hammergriff und um die reflexe Partie des Musculus tensor dehnt sich zuerst die Trommelhöhle aus, verlängert sich dann gegen hinten und aussen längs des künftigen Trommelfelles und reicht bis zum hinteren Rand des Annulus tympanicus und dem aufsteigenden Abschnitt des Reichert'schen Knorpels.

Das mesoblastische Gewebe um den langen Ambosschenkel, um den Stapes und neben den beiden Labyrinthfenstern verschwindet zuletzt.

Der Vorgang, durch welchen der Hammergriff die Verschliessung des tubo-tympanalen Raumes bedingt, verdient wegen seines constanten Auftretens hervorgehoben zu werden. So viel mir bekannt, ist er bisher von Niemanden beschrieben worden.

Wenn wir genau bei starker Vergrösserung die histologischen Einzelnheiten, welche an der Berührungsstelle der zwei gegenüberliegenden Wände vor sich gehen, studiren, so finden wir,

[1]) Ich wende die Bezeichnung Collic. mandib., anstatt der Coll. palato-phar. in Anbetracht des zweiten von mir als hyoidalis bezeichneten Colliculus an.

dass die entsprechenden Epithelzellen anfangs zu einander in innige Beziehung treten und später allmälig verschwinden, ohne dass irgend welche Spur eines Epithelüberzuges an der betreffenden Stelle zurückbleibt.

Bei der Besprechung eines analogen Vorganges, und zwar die Verschliessung der Kiemenspalte betreffend, stellt Moldenhauer Betrachtungen an, die auch für unseren Fall passen.

„Die Verwachsung zweier sich einander berührender Epithelflächen hat überhaupt im ersten Augenblick immer etwas Befremdliches, wenigstens für denjenigen, welcher mit fertigen, erwachsenen Epithelien zu rechnen gewohnt ist, denn Epithel und Epithel scheinen vorhanden zu sein, zwei Gewebemassen von einander zu trennen. Im embryonalen Zustande aber hat dieses Verhältniss keine durchgehende Geltung. Oefter, sogar in den wichtigsten Fällen, sehen wir hier bekanntlich Verwachsung von Epithelplatten (Verschliessung des Medullarrohres, der Labyrinthblase, der secundären Augenblase u. s. w.)."

Die Physiopathologie des Mittelohres ist noch zu wenig bekannt, um die embryonale Verwachsung dieser beiden Epithelschichten mit speciellen, bei den Erwachsenen vorkommenden Vorgängen in Zusammenhang bringen zu können.

Meine Resultate bestätigen im Allgemeinen die Lehre von Urbantschitsch. Das was er Seitenbuchten oder Seitenspalten der gemeinschaftlichen Mund-Nasen-Rachenhöhle nennt, ist mit den von mir als mandibulare und hyoidale bezeichneten Spalten identisch; nur ist, nach meinen Untersuchungen, der die künftige Tuba und Trommelhöhle repräsentirende Raum an der Seite des Schädels erst umfangreicher als Urbantschitsch annimmt; und umfasst den ganzen Raum an der inneren Seite der unteren Hälfte des Mandibularbogens und der oberen des Hyoidbogens. Auch die Umwandlungsart dieses Raumes in Ohrtrompete und Trommelhöhle ist viel verwickelter als bis jetzt beschrieben worden ist.

Aus diesen Thatsachen geht hervor, dass von einer gegen das Ohr zu allmälig sich bildenden Ausstülpung in dem Sinne Baer's und Moldenhauer's nicht die Rede sein kann.

Der tubo-tympanale Raum ist von vorneherein von einem, relativ viel grösseren Raum repräsentirt, welcher später einen partiellen Involutionsvorgang eingeht.

Der Colliculus palato-pharyngeus s. mandibularis steht, wenigstens bei den von mir untersuchten höheren Säugethieren, nicht in directer Beziehung zu der Tuba, vielmehr mit dem proximalen Ende des mandibularen Bogens, welches durch seine Anschwellung die Einstülpung der naheliegenden hinteren Wand der Mundbucht veranlasst.

Die Tubenspalte reicht nach oben hin nur bis zur Basis des Colliculus und setzt sich nach unten auf eine gewisse Strecke fort, wo der Colliculus nicht mehr vorhanden ist.

Ein Vordrängen des Wulstes mehr und mehr nach dem Lumen des Darmes, im Sinne Moldenhauer's, konnte ich nicht beobachten.

Der Colliculus mandibularis findet sein Analogon in einem zweiten Colliculus, der von dem proximalen Ende des zweiten Kiemenbogens bedingt wird (Coll. hyoidalis).

V.

Die morphologische Bedeutung der Gehörknöchelchen.

Durch die Ergebnisse der vorliegenden embryologischen Untersuchungen wird festgestellt, dass bei Menschen und bei höheren Säugethieren drei ganz verschiedene morphologische Elemente zur Bildung der Gehörknöchelchenkette beitragen: das eine, mandibulares Element, aus dem ersten Kiemenbogen abstammend, welches Hammer und Ambos bildet; das zweite, hyoidales Element, aus dem zweiten Kiemenbogen abstammend, welches den Annulus stapedialis bildet; das dritte, periotisches Element, aus der periotischen Kapsel abstammend, welches der Lamina stapedialis Ursprung gibt. Der Steigbügel geht aus der Verschmelzung dieser zwei letzteren Elemente hervor.

Diese fundamentalen Thatsachen vorausgesetzt, ist es von höchster Wichtigkeit, aus diesem neuen Standpunkte in der weiten und vielfältigen Reihe der Wirbelthiere die complicirte Morphologie der proximalen Enden der zwei ersten Kiemenbogen und der periotischen Kapsel durchzuprüfen, und zu trachten, auf Grund der oben erwähnten

Kriterien in das dunkle und verwickelte Feld der vergleichenden Anatomie etwas mehr Licht zu bringen.

Ich halte für geeignet, zuerst zu untersuchen, welche Skeletelemente bei den niederen Wirbelthierclassen als Vertreter der Gehörknöchelchen der Säugethiere angesehen werden dürfen, und alsdann die verschiedenen morphologischen von den einzelnen Säugethiergattungen dargebotenen Typen der Gehörknöchelchen durchzunehmen.

A. Morphologie der proximalen Enden der zwei ersten Kiemenbogen und der periotischen Kapsel bei den Wirbelthieren.

Kriterium der Homologie.

Der Begriff der Homologie der Skeletelemente beruht auf der Thatsache, dass in einer bestimmten embryonalen Entwicklungsperiode bei den verschiedenen Wirbelthieren ein primordiales Skelet existirt, welches in einem Zustande höchster Einfachheit bei diesen allen gleiche Charaktere aufweist. Es ist erst bei der ferneren Entwicklung des Embryos, dass das primordiale Skelet Veränderungen erfährt, durch welche dieses allmälig die individuellen, dem erwachsenen Thiere eigenen Charaktere annimmt. Ich habe so z. B. constatiren können, dass das primordiale Skelet der Kiemenbogen und der periotischen Kapsel bei höheren Säugethieren sich dem von Parker und Stöhr bei den Fischen (Teleostiern) beschriebenen ganz ähnlich verhält.

Um zu bestimmen, ob ein gewisses Skeletelement bei Säugethieren das Homologon eines anderen bei den übrigen Wirbelthieren darstellt oder nicht, ist es nöthig, beide auf den primordialen Skelettypus zurückzuführen. Als wesentliches Kriterium, um die Homologie festzustellen, sollte, meines Erachtens, die embryonale Derivation angesehen werden.

Die Bedeutung, welche den embryologischen Studien zukommt, um die Thatsachen der vergleichenden Anatomie zu bestimmen, war schon im Jahre 1837 von Reichert[9]) hervorgehoben, als er in seiner classischen Arbeit folgende Bemerkungen niederlegt hat:

„Ohne Schmälerung der Rechte der comparativen Anatomie muss man zugeben, dass ihr bei der Bestimmung der Kopftheile nach dem Urtypus zu viele Hindernisse in den Weg gelegt sind, theils durch die Verschiedenartigkeit der Köpfe der Wirbelthiere selbst und dann auch vorzugsweise dadurch, dass sie es eben mit dem Skelet im knöchernen Zustande zu thun hat. Wer mit der Entwicklungsgeschichte vertraut ist, weiss, wie schon bei der Bildung des Knorpelskelets Modificationen und Abänderungen von der Urform des serösen Blattes eintreten. Aber nur vollends bei dem letzten Individualisationsacte des Embryo, bei der Ossification, wirken viele und verschiedenartige ursächliche Momente ein, um das knöcherne Gepräge des Individuum dar-

zustellen. Die Knochenbildung zeigt gerade das Bestreben, die einfachen ursprünglichen Wirbelformen der Individualität des Thieres anzueignen und nach ihr abzuändern; aus diesem Grunde hat die comparative Anatomie bei der Zurückführung der Kopfknochen auf die Urform die grösste Vorsicht nöthig, um hier nicht fehl zu gehen." (Reichert[9]), pag. 120.)

Die Homologie zweier Organe kann nicht aus der Thatsache festgesetzt werden, dass diese Organe beim erwachsenen Thiere dieselbe Function, oder durch Gestaltung, Dimensionen und topographische Lage Analogie darbieten; dies sind lauter täuschende, zufällige Kriterien. Damit ein Organ als das Homologon eines anderen betrachtet werden kann, ist es noch überdies erforderlich, dass beide einen gleichen embryonalen Ursprung darbieten.

Die oben angeführten Betrachtungen geben den Grund an, wesshalb diejenigen Autoren, welche auf das Studium des erwachsenen Thieres gestützt, die Homologie der Skeletelemente festzustellen versucht haben, trotz sorgfältiger Beobachtung und scharfer Kritik sich meistens vergebliche Mühe gegeben haben, und warum ihre, auf unrichtige Basis aufgestellten Theorien dunkel und sich widersprechend hervorgegangen sind.

Diesbezüglich könnte ich die verschiedenen Lehren anführen, welche in Bezug auf die Homologie der Derivaten der zwei ersten Kiemenbogen von berühmten Forschern successive aufgestellt worden sind. Bei der vorzüglichen Monographie von Baraldi über die Homologie der Nebenorgane der Athmung der Fische und der Nebenorgane des Gehörs der Säugethiere[51]) findet sich eine kurze Uebersicht solcher Lehren.

Ich will nur erwähnen, dass das Hyomandibulare (Huxley) der Fische, welches, wie wir unten sehen werden, den proximalen Abschnitt des Hyoidbogens darstellt, dann und wann von Cuvier als Os temporale, von Hallmann als Os quadratum der Reptilien nnd der Vögel, von Agassiz als Os mastoideum angesehen, und von Owen Epitympanicum, von Geoffroy-Saint-Hilaire als Serrial bezeichnet wurde. — Die Gehörknöchelchen der Säugethiere, welche, wie bekannt, in Knorpel präformirt sind, wurden sogar von Spix und Geoffroy-Saint-Hilaire zu den Opercularia der Fische gegenübergestellt, welche letztere hingegen von Agassiz als modificirte Schuppen, folglich dem dermaligen System gehörend angesehen worden sind.

Im Allgemeinen sind die Autoren, welche bei der Feststellung der Homologie der Skeletelemente deren Entstehungsweise nicht berücksichtigt haben, in eine Reihe von Missdeutungen und Irrthümer gerathen.

Als Kriterium der Homologie musste man die topographischen, bei erwachsenen Thieren zutreffenden, Verhältnisse nehmen; man vermied häufig, zwei Theile, welche verschiedene Functionen erfüllten, als homolog zu betrachten; und wurden schliesslich in sonderbarer Weise die Knochen, welche aus dem primordialen Skelet entstehen, mit den Deckknochen, welche aus directer Umwandlung des Bindegewebes hervorgehen, verwechselt.

Aber auch die Autoren, welche, von einem wissenschaftlicheren allgemeinen Standpunkte abgehend, das Kriterium der Homologie in der Abstammung der einzelnen Skeletelemente gesucht haben, sind in vielen Fällen nicht bis zum eigentlichen primordialen Skelet gelangt, und haben desshalb nicht ganz erfreuliche Folgerungen gezogen. Man hat in der That als primordiales Skelet der Säugethiere das von den knorpeligen Skeletelementen vertretene Typus angesehen.

Da nun bei höheren Wirbelthieren das knorpelige Skelet merkliche Unterschiede im Vergleiche zu dem primitiv angelegten Skelet darbietet, eignet es sich nur zum Theil, die erste Derivation der Skeletelemente erkennen zu lassen. Aus meinen Wahrnehmungen geht hervor, dass bei Säugethieren die primordialen Skeletelemente zur Zeit des Auftretens des Knorpelgewebes schon wesentliche Modificationen erfahren haben.

Die Ursache, weshalb das eigentliche primordiale Skelet bei höheren Wirbelthieren nicht genug untersucht worden ist, liegt an der Schwierigkeit, die das Studium dieses Skeletes bietet. Die vorknorpelige Skeletanlage bei höheren Wirbelthieren (Sauropsiden und Säugethieren) stellt wegen der Zartheit der sie zusammensetzenden Elemente und wegen der raschen Umwandlungen, welche sie eingeht, eine der schwierigsten Beobachtungsmaterialien dar. Ein Beweis dafür sind die vielfältigen über die Derivation des Steigbügels und des Ambosses angestellten Hypothesen, welche durch die directe Beobachtung des primordialen Skelets aufgehoben worden wären.

Um die Homologie der einzelnen Skeletelemente bei den verschiedenen Classen der Wirbelthiere festzustellen, ist nur die Entstehungsweise der betreffenden Skeletelemente aus der vorknorpeligen embryonalen Anlage als massgebend zu betrachten.

Allgemeines über Kiemenskelet.[1])

Die verschiedenen Wirbelthierclassen stellen in Bezug auf Organisationsgrad keine regelmässig aufsteigende Reihe dar, sondern bieten einige Typen, bei denen in jedem die Organisation aus einem Minimum

[1]) Diese allgemeinen Bemerkungen sind nach Balfour, Canestrini und Gegenbaur dargestellt.

von Vollkommenheit abgeht, um sich breit in einer bestimmten Richtung bei den höheren Gliedern eines und desselben Typus zu entwickeln.

Es kann jedoch constatirt werden, dass diese verschiedenen Typen alle untereinander innig zusammenhängen, und dass der oben erwähnte primordiale Skelettypus, welcher in den ersten embryonalen Stadien vorkommt, immer mehr auffallende Abänderungen erleidet, je mehr man von den Fischen nach den Säugethieren aufsteigt.

Die Kiemenbogen, welche bei den Fischen in Beziehung zum Athemapparat das ganze Leben stehen, und bei den übrigen Wirbelthieren blos im Embryo in ihrer primordialen Gestaltung vorkommen, stellen die Enderscheinung eines Reductionsprocesses dar, die wahrscheinlich an einer viel beträchtlichen Bogenzahl, bei nicht mehr lebenden Thierformen begann. Das Kiemenskelet der Cranioten wäre demnach der Ueberrest eines an Bogen ursprünglich viel reicheren Apparates. Die mit der Aenderung seiner Verrichtung wahrnehmbaren Umwandlungen des Kiemenskeletes geben ein sprechendes Beispiel ab für den mächtigen Einfluss der Anpassung an äussere Lebensbedingungen auf die innere Organisation. [1])

Das Kiemenskelet wird in seinem ursprünglichen Typus bei den lebenden Thierformen aus einer Reihe von durch Querbalken mit einander verbundenen, in einem oberflächlichen subdermalen Gewebe entwickelten Knorpelstreifen repräsentirt (äusseres Kiemenskelet bei Petromizontidae).

Bei den höheren Formen wird dieses System durch eine Reihe von in den tieferen Theilen des Mesoblastes entwickelten Knorpelstäben ersetzt, die man als Kiemenbogen bezeichnet, und die so gelegen sind, dass sie den hintereinander folgenden Kiementaschen zur Stütze dienen. Die ersten zwei Bogen, Mandibular- und Hyoidal-, treten bei allen Wirbelthiergattungen auf; die folgenden Bogen, als eigentliche Kiemenbogen bezeichnet, kommen nur bei den Ichthiopsiden zur vollen Ausbildung.

Die zwei ersten Kiemenbogen.

Der erste und zweite Kiemenbogen bieten in der ganzen Thierreihe functionelle und anatomische Merkmale, wodurch sie sich von den übrigen Kiemenbogen unterscheiden; sie wandeln sich allmälig aus Nebenorganen der Athmung bei Fischen zu Nebenorganen des Gehörs bei den besser specialisirten Thieren um.

Die Art, nach welcher die proximalen Enden der zwei ersten Kiemenbogen sich modificiren, um sich an Functionen anzupassen, die

---

[1]) Gegenbaur, Vergleichende Anatomie, pag. 493.

von den ursprünglichen ganz verschieden sind, bildet eines der lehrreichsten und interessantesten Capitel der vergleichenden Anatomie.

Bei den Fischen und manchen Amphibien wird die Athmungsfunction nur von den eigentlichen Kiemenbogen bewerkstelligt. Der erste Bogen hat in allen Fällen bei den lebenden Formen diese Function verloren; während der zweite bei manchen Formen seine Kiemenfunction nur zum Theile beibehält. Ueberdies sind in der ganzen Säugethierreihe die ersten zwei Bogen zum Stützskelete des Mundes geworden.

Bei den höheren Formen sind bei dem Verschwinden der Kiemenathmung die eigentlichen Kiemenbogen secundär geändert, und gehen grösstentheils zu Grunde.

Seit dem ersten Auftreten des ovalen Fensters (bei manchen Amphibien) treten die proximalen Enden der zwei ersten Kiemenbogen zu dem inneren Ohre in Beziehung, und wandeln sich bei den Säugethieren in die Gehörknöchelchen um.

Die Art und Weise, nach welcher im Embryo das primordiale Skelettypus der zwei ersten Kiemenbogen bei den verschiedenen Wirbelthierclassen sich allmälig verändert, um die individuellen, jeder Thierclasse eigenen Charaktere anzunehmen, ist heutzutage in manchen Seiten zu ungenügend bekannt, um mit Bestimmtheit eine vollständige Lehre der Homologie der einzelnen Skeletelemente feststellen zu können. In der That kann durch zahlreiche Beobachtungen, unter welchen die Huxley's, Parker's, Pouchet's, Stöhr's hervorgehoben werden müssen, das Verhalten der zwei ersten Kiemenbogen und der periotischen Kapsel bei niederen Wirbelthieren (Fische, Amphibien, Reptilien) in seinen Hauptzügen als ziemlich bekannt angesehen werden. Dasselbe kann nicht betreffs des primordialen Skeletes der höheren Wirbelthiere (Vögel und Säugethiere) gesagt werden.

Eben aus diesem Grunde, kann ich in vorliegender rascher Uebersicht der Morphologie der proximalen Enden der zwei ersten Kiemenbogen und der periotischen Kapsel die Resultate meiner eigenen Beobachtungen auf die Säugethiere nur mit dem was überhaupt über das Verhalten des primordialen Skeletes bei niederen Wirbelthieren bekannt ist, vergleichen. Was Reptilien und Vögel anbelangt, wäre ich gezwungen, einfache Hypothesen vorzulegen, welche die vielen, schon zu diesem Objecte aufgestellten vergebens vermehren würden, und vielleicht auserkoren sein würden, von der einfachen Beobachtung der embryonalen Thatsachen bald vernichtet zu werden.

Wir haben schon oben erwähnt, dass sowohl bei den niederen Wirbelthieren als auch bei den Säugethieren das Verhalten des primordialen Skelettypus der Kiemenbogen und der periotischen Kapsel ein Gleiches ist. (Siehe in dieser Arbeit II. Abth., I, A.)

Die zwei ersten Kiemenbogen erscheinen zuerst in Form voe ungegliederten, an der Seite des Schädels gelegenen Stäben, welchn frei distal und proximal enden.

Die periotische Kapsel ist gewöhnlich bei ihrem ersten Deutlichwerden unvollständig, und zeigt, der künftigen Vestibularwand entsprechend, keine Spur von Fenstern.

Was die Veränderungen dieser primordialen Skeletelemente bei den verschiedenen Wirbelthierclassen anbetrifft, ist Folgendes hervorzuheben:

Fische. Die periotische Kapsel weist durch das ganze Leben keine Spur von Labyrinthfenstern auf.

Der Mandibularbogen zerfällt bei manchen Gattungen in zwei Abschnitte, welche den Ober- und Unterkiefer bilden (Elasmobranchien); bei anderen geht der Oberkiefer nicht mehr in seiner ganzen Ausdehnung aus dem mandibularen Bogen hervor, sondern er wird von einem selbstständig entwickelten Knorpelstreifen vervollständigt (Parker).

Von dem proximalen Ende des Hyoidbogens trennt sich ein Knorpelelement ab, welches einen grossen morphologischen Werth besitzt, der sogenannte hyo-mandibulare Abschnitt.

Derselbe entspricht in manchen Fällen dem Endstücke des Hyoidbogens(Scyllium, Raja), in anderen dessen vorderem, der Länge nach getrennten Abschnitte (Lachs).

Der Hyomandibulare verlässt später den Hyoidknorpel, mit welchem er in einigen Fällen mittelst eines dazwischen liegenden Knorpeltheils verbunden bleibt (interhyale), und tritt in inniges Verhältniss zu dem Mandibularbogen einerseits und zu der periotischen Kapsel andererseits. Der hyomandibulare Abschnitt bildet also auf diese Art eines der wichtigsten Befestigungsmittel des Mandibularbogens an den Schädel.[1])

Bei Fischen können wir constatiren, dass ein Abschnitt des proximalen Endes des Hyoidbogens (Hyomandibulare) in inniges Verhältniss zu dem proximalen Ende des Mandibularbogens tritt.

Amphibien. Das Verhalten des proximalen Endes der zwei ersten Kiemenbogen bietet bei dieser Thierclasse ein erhöhtes Interesse.

---

[1]) Wir können mit Huxley drei Hauptformen der Befestigung des Mandibularbogens an dem Schädel unterscheiden. Entweder wird der Unterkiefer ausschliesslich durch Vermittlung des Hyoidbogens an den Schädel befestigt (hyostylisch, Scyllium); oder aber befestigt sich der Mandibularbogen nicht nur mittelst des Hyoidbogens, sondern auch direct an den Schädel (amphistylisch); oder endlich erfolgt die Befestigung ohne Vermittlung des Hyoidbogens (autostylisch). Diese letztere Verbindungsart kommt bei den Amphibien und den Cranioten vor.

Bei einem und demselben Individuum weist das Kiemenskelet die bewunderungswürdigsten Veränderungen in den verschiedenen Entwicklungsstadien auf; ausserdem tritt uns zum ersten Male die Fenestra ovalis in ihrem primitiven Typus entgegen.

Durch die Untersuchungen Parker's und Huxley's sind wir zu einer genauen Kenntniss des Axolotl und des gemeinen Frosches gelangt, die man als Typus der Urodelen, respective der Anuren hinstellen kann.

Axolotus. In einem ersten Stadium ist die periotische Kapsel nur an der Basis und der äusseren Fläche knorpelig. Später vervollständigt sie sich, und es bleibt nur an ihrer unteren Fläche lateralwärts eine halbmondförmige Spalte zurück (Fenestra ovalis). Diese wird mit der weiteren Entwicklung mehr gegen aussen gedrängt und von ihrem vorderen Rande geht gegen hinten eine dünne knorpelige Lamelle ab, die in Form eines Lides an dem Fenster anliegt. Diese Lamelle ist vorne und lateralwärts mittelst eines breiten Isthmus mit der periotischen Kapsel verbunden; bald gliedert sie sich ab, und isolirt sich als ein lanzettförmiger Abschnitt mit nach hinten gerichteter Spitze (Stapes nach Parker).

Später erhält der Stapes die Form eines Zapfens, welcher mit seinem breiten Ende das ovale Fenster besetzt hält. Was den mandibularen Bogen betrifft, so hängt er einerseits mit dem Schädel, andererseits durch zwei Fortsätze (Processus oticus und Huxley's Pediculus) mit dem vorderen Segment der periotischen Kapsel zusammen. Ueberdies ist er mittelst eines Ligamentum mit dem Stapes verbunden. Der Hyoidbogen stellt einen Knorpelstab dar, welcher vorne mit dem Quadratabschnitte des Mandibularbogens in Gelenkverbindung tritt, und welcher durch Bänder sowohl am Quadratum als auch am Schädel befestigt ist.

Frosch. In einem der ersten Stadien ist die periotische Kapsel von den anderen knorpeligen Elementen scharf unterschieden; das proximale Ende des Mandibularbogens liegt fest an der Gehörkapsel an. An dem unteren Theil der Kapsel beginnt bald die Differenzirung einer Spalte, welche sich hierauf in eine unregelmässig zugespitzte Lücke ausbreitet, und sich mit zarten Zellen indifferenten Gewebes füllt. Später verknorpelt dieses Gewebe und stellt uns den Stapes mittelst Band an dem Fenster befestigt dar. Das proximale Ende des Mandibularbogens hängt durch zwei Fortsätze, welche mit denjenigen bei den Axolotl erwähnten homolog sind, mit der periotischen Kapsel zusammen. Ein Theil des Processus oticus gliedert sich ab, und verwandelt sich später in den Annulus tympanicus, der mehr als dreiviertel Kreis umfasst.

Der Hyoidbogen ist zuerst durch Gelenkverbindung, später nur

mittelst einem Ligamentum an dem Quadratum befestigt, und hängt auch locker mit dem Schädel zusammen.

Bei dem jungen Frosche kann man einen bestimmten Zug von körnigem Gewebe vom Stapes aus nach vorne und lateralwärts verfolgen; der siebente Nerv verläuft oberhalb desselben. Nach Ablauf von ungefähr einem Monat kommt in diesem Gewebe ein zarter keulenförmiger Knorpelstab zum Vorschein, dessen verbreitetes Ende in den vorderen zugespitzten Theil des ovalen Fensters hineindringt, welches nicht vollständig von dem Stapes erfüllt ist. Die Knorpelzellen des vordersten Endes dieser rudimentären Columella gehen unmerklich in die Bindegewebszellen über. Zwei Monate darauf ist die Columella vollkommen ausgebildet. Das hintere Ende ist in Form einer knorpeligen ovalen Masse abgegliedert (Interstapedialis). Das Mittelstück, welches von einer knöchernen Hülle umgeben ist, wird mesostapedial genannt. Der vordere Abschnitt (Extrastapedialis) ist gegen aussen zu abgerundet, und liegt an der hinteren Seite der oberen Hälfte des Quadratums. Das Extrastapediale ist breiter und mehr abgeplattet als das Mesostapediale und tritt in innige Beziehung zu dem faserigen Gewebe, welches das Trommelfell repräsentirt.

Bemerkenswerth ist die verschiedene Art der Entwicklung des Stapes bei dem Axolotl und dem Frosche. Bei dem ersteren gelangt der Stapes erst secundär in das ovale Fenster hinein, während er beim Frosche schon von vorneherein diesen Platz besitzt. Ferner verdient hervorgehoben zu werden, dass beim Axolotl eine eigentliche Columella mangelt, es wäre aber genau zu sehen, ob nicht ein Hyoidelement an der Bildung des erwachsenen Stapes theilnimmt. Bei dem Menobranchus ist der Hyoidbogen durch sein oberstes Ende mit dem Stapes verbunden (Huxley [25]), pag. 186).

Reptilien. Natter. Das ovale Fenster ist durch eine membranöse Lamelle verschlossen, welche später mit dem Hyoidbogen zusammen ein einziges Knorpelstück bildet. Hinten von dem ovalen Fenster lässt sich ein Anhang, die Anlage des runden Fensters, erkennen, welches später vermöge eines Knorpelstreifens von dem ovalen Fenster sich trennt. Das proximale Ende des Mandibularbogens hat sich als Quadratum von dem Meckel'schen Knorpel abgegliedert, und an die lateralen Seite der periotischen Kapsel gelagert. Sein Processus oticus reicht ungefähr bis zum hinteren Bogengange, der Pediculus ist kaum angedeutet. Das proximale Ende des Hyoidbogens verbindet sich mit der Lamella stapedialis des ovalen Fensters, der Rest des Hyoidbogens bleibt hinten als isolirter Abschnitt (Stilohyale) zurück.

Vögel. Die zarte Columella wurde vorzugsweise bei dem Haushuhn und der Cheliden urbica mehr in Bezug auf ihre complicirte Gestaltung, als auf ihre embryonale Abstammung studirt. Sie repräsentirt ein äusserst zartes Element, welches mit einer knöchernen

ovalen Platte in der Fenestra ovalis sitzt. Gegen aussen zu wird sie knorpelig, und setzt sich an das Trommelfell fest. Wir können an ihr drei Fortsätze unterscheiden, den Superstapedialis, welcher an die obere Wand der Trommelhöhle sich befestigt; einen Extrastapedialis, welcher in Beziehung zu dem Trommelfell tritt, und einen Infrastapedialis, welcher wahrscheinlich ein gegen unten zu gewendetes Hyoidelement darstellt. Auch bei dieser Columella ist ein Mandibularelement nicht sicher festzustellen.

Säugethiere. Aus meinen Untersuchungen geht hervor, dass bei den Säugethieren drei morphologische Elemente in der Gehörknöchelchenkette zu unterscheiden sind. Das eine, das ovale Fenster ausfüllend, stammt aus der periotischen Kapsel (Lamina stapedialis); das andere bildet sich aus dem zweiten Kiemenbogen (Stapedialring) und verschmilzt bei dem erwachsenen Thiere mit dem ersteren, um so den Stapes herzustellen; das dritte endlich rührt vom Mandibularbogen her (Hammer, Ambos). Eine solche Auffassung gestattet, in sehr zufriedenstellender Weise die complicirtesten Probleme zu lösen, welche sich uns bei den morphologischen Umwandlungen der Kiemenbogen durch die ganze Wirbelthierreihe entgegenstellen.

Der Annulus stapedialis würde als das Homologon des Hyomandibulare der Fische zu betrachten sein; wenn die Angabe Parker's, dass der ganze Stapes bei Amphibien und Sauropsiden aus der periotischen Kapsel hervorgeht, bestätigt wäre, würde folglich der Stapes dieser Thiere nur einen Theil des zusammengesetzten Stapes der Säugethiere, d. h. die Lamina stapedialis, darstellen.

Inmitten der Mannigfaltigkeit der Typen, nach welchen die proximalen Enden der Kiemenbogen sich umstalten, können wir das Verhalten der drei erwähnten Elemente verfolgen.

Bei den Fischen, wo wegen Mangel des ovalen Fensters das periotische Element sich noch nicht differenzirt hat, und andererseits das Kiemenskelet in seiner grösseren Einfachheit uns entgegentritt, tritt das vollständig isolirte hyoidale Element im unmittelbaren Zusammenhang zu dem noch nicht differenzirten Mandibularelement.

Bei den Amphibien tritt schon das periotische Element auf, und setzt sich sofort mit dem hyoidalen Element in Verbindung. Die Bedeutung der Columella bei dem erwachsenen Frosch ist noch immer Gegenstand gegentheiliger Meinungen.

Mit Rücksicht auf die bei den Fischen vorkommenden Vorgänge und die von mir bei den Säugethieren beobachteten Thatsachen, dürfte die Columella, die sich einerseits mit den Stapes, andererseits mit dem Mandibularbogen in Verbindung setzt, ein hyodales Element enthalten, analog dem Hyomandibular der Fische und dem Stapedialring der Säugethiere.

Wenn auch Parker die Herkunft der Columella aus dem Hyoidbogen nicht zu constatiren im Stande war, so hält er doch die ganze Columella für das Homologon des Hyomandibulare. Die Aehnlichkeit zwischen ihr und dem Hyomandibulare in ihrem Verhalten zu den Nerven wird von Parker als kräftiger Beweisgrund zu Gunsten seiner Ansicht hervorgehoben.

Meines Erachtens kann nicht mit Bestimmtheit entschieden werden, ob die ganze Columella oder nur ein Theil derselben dem Hyomandibulare, respective dem Annulus stapedialis entspricht. Jedenfalls kann ich mich den Ansichten Balfour's nicht anschliessen, welcher das mit dem Quadratum frühzeitig in Zusammenhang tretende obere Ende des primitiven Hyoids als das hyomandibulare Element ansieht.

Auch bei der Columella der Natter stellt der hintere, von dem Hyoidbogen herrührende Abschnitt, welcher mit der periotischen Lamina stapedialis in Verbindung tritt, das Homologon des Hyomandibulare der Fische und des Annulus stapedialis der Säugethiere dar. Das vordere Ende der Columella sollte, sammt dem Quadratum im Zusammenhang mit dem Mandibularbogen gebracht werden.

In der Columella bei den Amphibien, Reptilien und Aves bleibt das periotische Element bis zu einem gewissen Grade getrennt, und es ist höchst wahrscheinlich, da ganz bestimmte Kenntnisse in diesem Gegenstande noch fehlen, dass die zwei Kiemenelemente, das hyoidale und mandibulare beim erwachsenen Thiere innigst miteinander verschmolzen sind. Als Beweis dafür dürften gewissermassen die Beobachtungen Dollo's, nach welchen das mandibulare Element in Form des Hammers als isolirtes Gebilde schon bei Lacertilia wahrzunehmen wäre, besonders hervorgehoben werden.

Bei den Säugethieren hingegen findet die Verschmelzung sehr frühzeitig zwischen dem hyoidalen und dem periotischen Elemente statt, während das mandibulare immer getrennt in Form des Hammers und des Ambosses bleibt.

Aus den erwähnten Thatsachen ist Folgendes ersichtlich:

I. Um die Homologie der Derivate der proximalen Enden der zwei ersten Kiemenbögen und der periotischen Kapsel feststellen zu können, muss man dieselben zu der embryonalen primitiven vorknorpeligen Skeletanlage zurückführen, welche nach Parker und mir ein ähnliches Verhalten bei den niederen, sowie bei den höheren Säugethieren aufweist.

II. Bei den Säugethieren tragen, um die Gehörknöchelchenkette zu bilden, drei morphologische Elemente bei: Mandibular- (Hammer und Ambos), Hyoidal- (Annulus stapedialis), und periotisches Element

(Lamina stapedialis). Das periotische Element verschmilzt mit dem hyoidalen.

III. Das periotische Element fehlt als isolirtes Gebilde bei den Fischen und beginnt erst bei manchen Amphibien, sich von der periotischen Kapsel zu differenziren; es würde nach Parker's Darstellung, bei Amphibien und Reptilien durch den ganzen Stapes repräsentirt sein.

IV. Bei den Vögeln ist nur mit höchster Wahrscheinlichkeit anzunehmen, dass in der Columella alle drei obenerwähnten Elemente miteinander verschmolzen sind.

V. Ich will noch hervorheben, dass das hyoidale Element, welches sich nach meinen Wahrnehmungen bei Embryonen von höheren Säugethieren für's erste deutlich wird, auch das erste ist, welches in der aufsteigenden Reihe der Wirbelthiere zum Vorschein kommt, und dass das periotische Element, welches zuletzt bei Embryonen von höheren Säugethieren sich differenzirt, auch zuletzt in der Reihe der Wirbelthiere auftritt.

B. Morphologie der Gehörknöchelchen bei den Säugethieren.

Höchst wichtig ist es, in der ganzen Säugethierreihe die Art und Weise zu verfolgen, wie die Gehörknöchelchen, der Vervollkommnung des Gehörvermögens entsprechend, zur vollen Ausbildung kommen. Bei der Mannigfaltigkeit der Typen können wir die drei, die Gehörknöchelkette zusammensetzenden morphologischen Elemente verfolgen, und niemals stossen wir auf eine anatomische Thatsache, welche im Gegensatze zu der von mir aufgestellten embryonalen Lehre stehen würde.

An der Hand einer erschöpfenden Arbeit Doran's[66]), welcher in einer Reihe von wohlgelungenen Tafeln die Gehörknöchelchen der hauptsächlichen Säugethiergattungen abgebildet hat, ist eine solche Durchprüfung wesentlich erleichtert. Aus dem Studium der verschiedenen von den Gehörknöchelchen in der Säugethierreihe dargebotenen morphologischen Charaktere sind wir in der Lage Folgerungen zu ziehen, welche in inniger Beziehung mit den embryonalen Entwicklungsvorgängen der Gehörknöchelchen stehen.

Wir können in der That constatiren:

I. Dass die Art und Weise, nach welcher sich der Typus der Gehörknöchelchen von den niederen bis zu den höheren Classen der Wirbelthiere ausbildet, vollkommen mit der Art, nach welcher dieselben Knöchelchen bei den Embryonen der höheren Säugethiere zur Ausbildung kommen, übereinstimmt.

II. Dass zahlreiche anatomische Thatsachen, welche uns beim Studium der Gehörknöchelchen der Wirbelthiere entgegenkommen, vollkommen mit der von mir aufgestellten Lehre der embryonalen Entwicklung übereinstimmen, während sich dieselben nicht mit der Huxley'schen Lehre in Zusammenhang bringen lassen.

I. Die Haupttypen der Gehörknöchelchen bei Säugethieren.

Bei der vergleichenden Prüfung der Gestaltung der Gehörknöchelchen bei Säugethieren können leicht mehrere Haupttypen unterschieden werden, von denen einige als primitive, niedere, andere als besser ausgebildete, höhere Typen angesehen werden dürfen.

Die eingehende Untersuchung zeigt, dass wenn auch in den meisten Fällen die Knöchelchen eines gewissen Thieres Charaktere darbieten, welche im Allgemeinen der Lage dieses Thieres in der zoologischen Scala entsprechen, nicht selten der von den Gehörknöchelchen dargebotene Typus nicht zu dieser Lage in Beziehung steht. Dieses ist auch daraus ersichtlich, dass zuweilen bei einer und derselben Familie einige Thierordnungen sehr niedere, andere verhältnissmässig höhere Charaktere der Knöchelchen darbieten (Insectivora, Marsupialia[1]).

Es ist nochmals auf Grund der embryonalen Entwicklungsart bewiesen, dass wir feststellen können, welche bei den Gehörknöchelchen die Charaktere von Superiorität sind. Dem

[1]) Bei Insectivora treffen wir Knöchelchen, welche den niederen der Marsupialia ähnlich sehen, und zuweilen die Charaktere der Knöchelchen der Primaten darbieten.

Auch bei Marsupialia finden wir, neben Knöchelchen, welche ausgesprochene niedrige Charaktere besitzen, andere, welche einen ziemlich hohen Typus vertreten.

entsprechend, was beim Embryo der höheren Wirbelthiere vorkommt, wo die complicirten individuellen morphologischen Charaktere allmälig in einer verhältnissmässig späten Entwicklungsperiode zum Vorschein kommen, dürfen auch bei der Wirbelthierreihe die Specialisirung der Form, die Bildung der einzelnen Fortsätze als Vollkommenheitsvorgänge angesehen werden.

Auf ein solches Kriterium gestützt, können wir constatiren, dass der morphologische Typus nicht allein mit der zoologischen Lage, sondern auch mit functionellen Hörverhältnissen des Thieres in Beziehung steht. — So z. B. die Cetacea und manche Rodentia, welche ziemlich hoch organisirt sind, besitzen sehr niedere Formen der Gehörknöchelchen, da ihre Lebensverhältnisse nicht die eigentliche Function der Knöchelchen, die Uebertragung der Schallwellen von der Luft auf das innere Ohr, begünstigen.

Hammer. Der Hammer wird nebst dem künftigen Ambos beim Embryo in seiner primordialen Gestaltung durch das kolbig angeschwollene proximale Ende des ersten Kiemenbogens vertreten: erst später entwickelt sich der Handgriff, der kurze Fortsatz, der musculare Fortsatz. — In einem noch späteren Stadium vereinigt sich mit dem Hammerkörper der direct aus der Umwandlung des Bindegewebes entstandene Processus Folianus.

Auf Grund dieser embryonalen Vorgänge betrachte ich als primitiv den von Cetacea dargebotenen Typus des Hammers. Der Hammer ist bei diesen Thieren sozusagen nur als Hammerkörper, fast als eine Fortsetzung des mandibulären Knorpels vorhanden; keine Spur von Griff, kaum eine Andeutung des Processus muscularis.

Diesbezüglich stimme ich mit Doran nicht überein, welcher als primordialen Typus des Hammers die Form, welche bei dem Macropus anzutreffen ist, betrachtet, d. h. kurzer Hals, kurze Lamina, mässig entwickelter Handgriff u. s. w. Diese Primitivform soll sich nach Doran nach zwei Hauptrichtungen hin ausbilden: die eine Richtung ist durch die starke Entwicklung einer nach vorne gewendeten knöchernen Lamina und des Hammergriffes (Carnivora), die andere durch

die Entwicklung des Körpers und des Kopfes (Homo und Quadrumana) gekennzeichnet.

Ich stehe indessen nicht an, für den niedersten Typus des Hammers die vom Haifisch und Delphinus dargebotene Form zu betrachten; ausser dem embryonalen Kriterium, welches, wie ich meine, als vollkommen massgebend anzusehen ist, finde ich mich in dieser Behauptung von folgenden Betrachtungen gestützt:

1. Es ist gerade bei den Cetacea, welche, wie die Fische, im Wasser leben, dass die Hauptfunction der Gehörknöchelchen (die Uebertragung der Schallwellen von der Luft auf das innere Ohr) fehlt; weshalb der Hammer einen primitiven Typus darstellen dürfte.

2. Bei der Cetacea zeigen auch andere Theile des Mittelohres sehr deutlich ausgesprochene niedere Charaktere; nämlich die niedere Gestaltung der zwei übrigen Knöchelchen, die Ankylosis des Hammers mittelst dem Proc. gracilis mit dem Annulus tympanicus, das häufige Vorkommen einer stapediovestibulären Ankylosis u. s. w.

Die Entwicklung der verschiedenen Hammerfortsätze dürfte als ein Vervollkommnungsprocess angesehen werden.

Bei den Carnivora und den Ruminantia weist der Hammer im Allgemeinen einen kleinen und abgeplatteten Kopf, und eine gut ausgesprochene, nach vorne gerichtete knöcherne Lamelle auf. Bei Menschen und Quadrumana sind Kopf und Hals verhältnissmässig gut ausgebildet; die Lamina fehlt gänzlich, und wird nur vom Processus gracilis ersetzt. — Ich schliesse mich an Doran's Meinungen an, nach welchen der Typus, wo Kopf und Hals am besten ausgebildet erscheinen, als Vertreter der höheren Form betrachtet wird, und dies nicht nur, weil dieser Typus bei Menschen vorkommt, sondern auch, weil der Typus laminatus sich durch die Form des Kopfes und des Halses niederen Typen (Kanguroo) nähert. Bei manchen Thierordnungen, wo der Typus laminatus vorwiegt, trifft der partielle oder vollständige zufällige Mangel der charakteristischen Lamina oft mit einer vermehrten Entwicklung des Kopfes und einer grösseren Stärke des Halses zusammen (Herpestes und Suricata).

Beim Rhinoceros, Priodon und Kanguroo finden wir eine Mittelform zwischen den zwei oben erwähnten Typen, und neben einer mittelmässigen Entwicklung des Kopfes, des Halses und des Hammergriffes existirt auch noch eine ziemlich entwickelte Lamina.

Ambos. Der Ambos stellt zuerst beim Embryo nebst dem Hammer das proximale Ende des ersten Kiemenbogens dar: seine Fortsätze entwickeln sich in einem späteren Stadium.

In ähnlicher Weise wie für den Hammer finden wir auch für den Ambos einen primitiven, vorwiegend von deren Körper vertretenen Typus; der lange Ambosschenkel ist jedoch im Gegensatze zu dem Verhalten des Hammergriffes bei dem primitiven Typus des Hammers, als die Fortsetzung nach unten des Amboskörpers, ziemlich gut angedeutet (Cetacea).

Bei den höheren Wirbelthierclassen erscheint der Amboskörper immer besser von den Fortsätzen begrenzt, der kurze Fortsatz besser entwickelt, der lange Ambosschenkel dünner und besser differenzirt.

Sonderbar ist die Thatsache, dass man auch bei niederen Typen eine verhältnissmässig ansehnliche Entwicklung des Os lenticulare trifft (Sirenia), welches, wie wir in dem embryologischen Theil gesehen, nicht ein specielles morphologisches Element, sondern nur das in späten Entwicklungsstadien abgesonderte Endstück des langen Ambosschenkels darstellt.[1])

Auch für den Ambos kann man eine Reihe intermediärer Typen unterscheiden.

Steigbügel. Der Stapes geht beim Embryo aus der Verschmelzung eines hyoidalen (An. stapedialis), und eines periotischen Elementes (Lamina stapedialis) hervor.

Ich war bei meinen Untersuchungen nicht im Stande, ein Stadium zu finden, bei welchem das hyoidale Element nicht als Ring die Arteria stapedialis umgibt. Ich halte jedoch für höchst wahrscheinlich, dass bei Säugethieren in einem sehr

[1]) Es ist noch zu bemerken, dass bei den Sirenia, wo das Os lenticulare mächtig entwickelt ist, die Function des Incus auf ein Minimum reducirt sein dürfte, da der kurze Ambosschenkel bleibend mit dem Os petrosum anchylosirt ist.

kurzen, den von mir untersuchten intermediären Stadium das proximale Ende des hyoidalen Bogens nicht in Beziehung zu der Kapsel steht, sondern frei endet, wie dieses auch bei den Fischen constatirt worden ist, und wie es für den ersten Kiemenbogen stattfindet. Mit der weiteren Ausbildung nimmt der Stapes die individuellen Charaktere des erwachsenen Thieres allmälig an; der Ring vertieft sich nach und nach in das Gewebe der Lamina und verschmilzt mit dieser, welche, gegen das Labyrinth vorgedrängt, dünner wird, so dass zuletzt die Ränder des Annulus nicht mehr in dem Centrum der Lamina, sondern gegen die Peripherie zu liegen kommen. Die Lamina nimmt eine mehr ovale Form an; der vordere und hintere Rand des Ringes nehmen die Form und die Charaktere der Stapesschenkel an; das Loch wird grösser; der Kopf und der Hals des Knöchelchens treten besser hervor.

Das Studium der Gestaltung der Stapes bei Säugethieren bietet uns ein erhöhtes Interesse, indem es uns in der Reihe der morphologischen Typen dieselbe Abstufung in den Ausbildungscharakteren zu constatiren gestattet, welche wir bei der embryonalen Bildung des Steigbügels treffen.

Stapes columelliformis. Im Gegensatze zu dem, was ich beim Embryo wahrnehmen konnte, treffen wir bei Säugethieren eine ganz primitive Gestaltung des Stapes: den Stapes columelliformis, sauropsidea, den undurchlöcherten Stapes. An Stelle der zwei ein Loch begrenzenden Schenkel haben wir eine Art Säule, welche meistens im Centrum einer circulären Lamelle sich anheftet; ihre Höhe misst manchmal nur die Hälfte des Durchmessers der Lamina, wie sich das in Manis Dalmanii (Squamata edentata) vorfindet.

Ich stimme auf Grund der embryologischen Kriterien diesbezüglich mit Doran's Ansichten überein, welcher den Columelliformis stapes der Säugethiere als Vertreter nur eines Theiles der Columella der Vögel hält. Wenn es nun, wie es scheint, anzunehmen ist, dass die Columella der Vögel die Verschmelzung der drei Elemente, welche bei Säugethieren die Gehörknöchelchen bilden, repräsentirt —, so vertritt der Stapes columelliformis nur zwei, das hyoidale und das perio-

tische, verschmolzene Element, während das isolirte mandibuläre Element von Hammer und Ambos bei Säugethieren vertreten wird.

Der Stapes columelliformis findet sich bei manchen niederen Wirbelthierfamilien (Marsupialia, Monotremata, Edentata [Manus]) vor. Bei manchen Didelphya (Thylacinus cynocephalus) zeigt die Basis des Columelliformis Stapes eine eiförmige Gestaltung, welche einen höheren Typus bedeutet.

Stapes bicruratus. Bei anderen Thieren ist die Säule des Stapes im Begriff sich zu spalten, oder sie zeigt ein verhältnissmässig enges Loch. Bei Macrorhynus proboscideus, bei manchen Didelphya ist die Divergenz der Schenkel nur gering, und bei anderen Thieren dehnt sich die Spalte bis zu kurzer Entfernung von der Lamina aus (Hystricomorpha, Rodentia). — Bei den Sirenia gehen die Crura sehr wenig auseinander, besitzen verschiedene Dicke, so dass der vordere Schenkel nur die Hälfte der Dicke des hinteren aufweist. — Die Basis ist convex gegen den Vorhof. — Auch bei anderen Cetacea begrenzen die dicken Crura eine sehr schmale Oeffnung, welche manchmal fast obliterirt erscheint.

Bei höheren Säugethieren ist der Typus des Stapes mehr erhöht; die Lamina ist oval, nicht zu sehr convex gegen das Vestibulum, die Crura gehen weit auseinander, und heften sich an die Peripherie der Lamina an. Das Köpfchen des Stapes ist deutlich von den übrigen Knöchelchen abgegrenzt.

Es ist bemerkenswerth, dass in manchen Fällen, wo der sehr grob gebaute Stapes niedere Charaktere aufweist, und wo seine Bewegungsfähigkeit wegen Ankylosis der Basis mit den Rändern des ovalen Fensters aufgehoben erscheint (Walfisch), ein knöcherner Fortsatz zur Anheftung des M. stapedius an dem Kopf des Knöchelchen gut ausgesprochen ist.

Arteria stapedialis. Die A. stapedialis, welche beim Embryo der höheren Säugethiere einen vollständigen Involutionsvorgang eingeht, verbleibt bei manchen Thieren das ganze Leben hindurch.

Otto[2]) beschrieb zuerst die Arteria stapedialis beim Erwachsenen. Er fand sie bei Winterschlaf haltenden Thieren und nahm an, dass es eine Beziehung zwischen dem Verlauf dieses Gefässes und der Function der Hibernation geben könnte.

Hyrtl[13]) beschrieb sie bei Cheiroptera, Insectivora, Lemurida und bei manchen Rodentia; er nannte sie Art. stapedialis; er wies nach, dass dieselbe einen Theil des Gehirns, die Augenhöhle und ihren Inhalt und den ganzen Oberkiefer mit Blut versorgt. Er gibt als Homologe dieses Gefässes bei Menschen an: *a)* Arteria accessoria meningea media, mit einem ungewöhnlichen Verlauf; *b)* die Arteria stylomastoidea und *c)* einen dünnen Ast der Anastomosen, welche sich zwischen der Arteria mastoidea und der Arteria Vidiana zu bilden pflegen.

Die Arteria stapedialis wurde von Meckel[3]) bei Erinaceus L. und Myoxis beschrieben (Insectivora und Rodentia), und als Carotis interna angesehen.

Die Arteria wird oft in ihrem Durchgehen durch den Stapes von einem knöchernen Canal umgeben, welcher somit beide Crura verbindet.

Fraser[79]) beschreibt in seiner werthvollen Arbeit die bleibende Arteria stapedialis bei der erwachsenen Maus in folgender Weise:

Die Carotis communis theilt sich in der Höhe des obersten Abschnittes der Trachea in zwei Aeste: der laterale Ast, auf den Unterkiefer verlaufend, gibt die Arteria facialis, der mediale ist ein kurzes Gefäss, welches sich in zwei Aeste theilt, wovon einer zwischen der tympanalen Bulla und dem Sphenoideum basilare durchgeht (Carotis interna), und der andere, breitere in die tympanale Höhle eindringt, den Stapes durchgeht, unterhalb dem Ramus maxillaris des 5. Nerves verläuft und mit Aesten in dem Gesicht endet.

Doran[66]) bemerkt, dass die Anordnung der Gefässe, welche aus der Arteria stapedialis abstammen und die Strecke, längs welcher die Arteria vom knöchernen Canale umgeben ist bei den einzelnen Familien verschieden sind.

Nach meinen Untersuchungen würde die bleibende Arteria stapedialis die Bedeutung eines rudimentären Abschnittes einer, dem zweiten Kiemenbogen gehörigen Arteria branchialis (hyoidale Arterie) besitzen.

In ähnlicher Weise, zu dem was man im Embryo zu beobachten bekommt, ist das Maass der Breite der stapedialen Oeffnung nicht zum Vorhandensein dieser Arteria in Beziehung zu bringen. Bei Lemuriden, wo sich auch ein knöcherner Canal vorfindet, gehen die Crura wenig auseinander. Es ist andererseits nicht zu leugnen, dass bei Thieren, welche einen durchlöcherten Steigbügel besitzen, eine Arteria stapedialis bei der embryonalen Entwicklung vorhanden ist.

II. Anatomische Merkmale der Gehörknöchelchen, welche sich zur Entwicklungsweise derselben in Beziehung bringen lassen.

Die anatomischen, von den Gehörknöchelchen dargebotenen Thatsachen können:

α) zu dem mandibularen Element,

β) zu dem hyoidalen und periotischen Element

in Beziehung gebracht werden.

α) Mandibulares Element.

Wir finden Thatsachen, welche als Beweis betrachtet werden können, dass der Ambos innig in seiner Entwicklungsart mit dem Hammer, und nicht mit dem hyoidalen Element zusammenhängt.

1. Malleo-incudalis Ankylosis.

Bei der embryonalen Entwicklung vollzieht sich die Trennung des Hammers vom Ambosse in einem verhältnissmässig späten Stadium, und zwar nach dem Auftreten des Knorpelgewebes. Nun kommt bei manchen niederen Säugethieren eine solche Trennung normal nie zu Stande.

So kann bei Echidna (Monotremata) normal eine Ankylosis des Hammers mit Ambos constatirt werden. — Eine solche Ankylosis kommt manchmal auch bei erwachsenen Individuen von Ornithorhynchus vor.

Auch bei manchen Gattungen der Rodentia ist der Hammer mit dem Ambosse ankylosirt; eine Malleo-incudalis

Ankylosis zeigt sich häufig bei Dypus und vielleicht stets bei Pedetes.

Beim Stachelschwein (Hystriciden) ist die Verschmelzungsfläche der zwei Knöchelchen sehr ausgebreitet, und die Trennungslinie kaum bemerkbar. Bei den Octotontiden (Anlacodus swindernianus) ist die Trennungslinie fast verschwommen. — Bei dem Capromys pilorides ist die Verschmelzung der zwei Knöchelchen so vollständig, dass hinten die Trennungslinie verschwunden ist.

Eine Malleo-incudalis Ankylosis lässt sich überdies bei Myopotamus (Hyrtl), Chinchillidae (Chinchilla lanigera Rodentia) und Dasiproctidae (Rodentia) nachweisen. Die Begrenzugslinie zwischen Hammer und Ambos wäre bei diesen letzten Thieren nach Doran besser oben und vorne ausgesprochen. Das würde auch mit meinen Wahrnehmungen beim Embryo übereinstimmen, wo sich zuletzt die unteren und hinteren Abschnitte der Gelenkflächen trennen.

Nach Hyrtl indess wäre die Begrenzungslinie besser gegen unten zu bemerkbar.

2. Der Ambos modificirt sich in ähnlicher Weise wie der Hammer.

Beim Embryo entwickelt sich der Ambos in ganz ähnlicher Weise wie der Hammer, und tritt erst in einem secundären Stadium im Verhältniss zu dem hyoidalen Element (Annulus stapedialis). Demgemäss constatiren wir, dass die morphologischen von dem Ambosse dargebotenen Charaktere im Allgegemeinen denjenigen vom Hammer aufgewiesenen entsprechen; und dass der von den zwei ersten Knöchelchen dargebotene Typus sehr abweichend vom Typus des Stapes sein kann.

Bei dem Crysochloris, wo der Körper des Hammers so mächtig entwickelt ist, dass derselbe als ein viertes Knöchelchen angesehen wurde, erscheint der mit einem sehr langen Körper versehene Ambos in analoger Weise modificirt, während der Stapes keine speciellen Charaktere aufweist.

Bei Manis (Edentata) sind Hammer und Ambos genug entwickelt, der Stapes absolut columelliformis. — Bei Thylacinus cynocephalus (Didelphya) ist der Stapes columelli-

formis, während Hammer und Ambos mit gut ausgesprochenen Fortsätzen versehen sind und daher einen viel höheren Typus repräsentiren.

Bei den Cheiropteren (Vesperigo serotinus) ist indess der Bicruratus Stapes mit einer breiten Oeffnung interessant, wenn man den niederen von den übrigen zwei Knöchelchen dargebotenen Typus beachtet. Auch bei Mäusen stellt der Stapes einen sehr höheren Typus als Hammer und Ambos deutlich dar.

3. Ankylosis des Hammers mit dem Os tympanicum.

Bei der Beschreibung des Annulus tympanicus bei Menschen habe ich bemerkt, dass derselbe durch seine Entstehungsweise zu dem mandibularen Knorpel als Deckknochen in Beziehung hätte gebracht werden können. — Die Thatsache, dass bei Walfisch (Cetacea), Myogale moschata (Insectivora) und Kanguroo der Hammer mittelst dem Processus gracilis mit dem Os tympanicum ankylosirt ist, könnte vielleicht mit dem erwähnten embryonalen Zustande in Zusammenhang gestellt werden.

β) Hyoidales und periotisches Element, welche beim Erwachsenen in Stapes verschmelzen.

1. In manchen Fällen sind auch bei erwachsenen Individuen mehr oder weniger deutliche Spuren der Verschmelzung zu bemerken.

Der Stapes entsteht durch die Verschmelzung des Annulus mit der Lamina stapedialis; die Spuren solcher Verschmelzung verlieren sich allmälig mit der Ausbildung des Knöchelchens.

Wir können ausnahmsweise auch bei erwachsenen Thieren, bei Menschen sogar deutliche Spuren dieser Verschmelzung constatiren.

Urbantschitsch[1]) bemerkt, wie bei Menschen der obere Rand beider Schenkel sich mitunter in einer Crista fortsetzt, welche

[1]) Zur Anatomie der Gehörknöchelchen des Menschen. Arch. f. Ohrenhlk. XI. Band.

die Crura stapedis miteinander verbindet, oder diese Crista ist nur an der Basis beider Schenkel vorhanden, und verliert sich allmälig gegen die Mitte der Platte. Diese von Urbantschitsch erwähnte Crista ist als Rest des medialen Randes des Annulus stapedialis zu betrachten. — Bei den Typen, welche den Uebergang von der columelliformis zu dem breiten bicruraten Stapes der höheren Säugethiere darstellen, kann man bemerken, dass die wenig auseinandergehenden Schenkel nicht an die Peripherie, sondern gegen das Centrum der Platte sich anheften; die Basis behält auf solche Weise auch bei erwachsenen Thieren eine specielle Individualität bei.

2. Stapes bullatus.

Bei dem embryonalen Entwicklungsgang des Stapes vertieft sich der mediale Rand des Annulus nach und nach in das Gewebe der Lamina, so dass diese convex gegen das Labyrinth vorgedrängt wird. Nun existiren Spuren solcher Convexität bei allen Typen des erwachsenen Stapes; in manchen Fällen ist sogar eine förmliche, gegen das Vestibulum vorgedrängte Bulla zu beobachten (Stapes bullatus).

Urbantschitsch[1]) bemerkt in seiner oben erwähnten Arbeit Folgendes: „Die Steigbügelplatte ist bei Menschen gegen den Vorhof meistens schwach convex (Huschke), und zeigt manchmal, entsprechend der Ansatzstelle beider Schenkel, kleine buckelige Vorsprünge. Die äussere Seite der Platte ist in der Regel napfförmig vertieft (Cassebohm). Die Gestalt der Ränder (der Steigbügelplatte) kann zum Theil von der Art und Weise des Ueberganges der beiden Schenkel in die Platte abhängig sein. Nur selten bildet die Basis der Schenkel gleichzeitig das vordere, beziehungsweise hintere Ende der Platte, sondern ist von diesen meistens durch einen schmalen Knochensaum getrennt, welcher häufig verdickt und den Schenkeln wie angeschmolzen erscheint."

Oft wandelt sich die Convexität der Stapesplatte zu einer eigentlichen blasenförmigen Anschwellung um. Bei Rodentia fossilia (Geomys) drängt die Stapesplatte fast wie Bulla in

[1]) l. c.

das Vestibulum. Auch bei Spalax ist die Stapesplatte sehr convex. Bei Phalangista Cookii erscheint bei den Columelliformes Stapes eine breite, angeschwollene, gegen den Vorhof gewendete Bulla, welche schon von Hyrtl erwähnt wurde.

Einem Stapes bullatus gebührt eine grosse morphologische Bedeutung, weil er, möchte ich sagen, sporadisch bei anderen Thierordnungen Mustella (Carnivora) — Hyrax (Pachydermata) — zum Vorschein kommt (Doran).

3. Ankylosis der Stapesplatte mit der vestibularen Wand, und des Annulus stapedialis mit dem Hyoidbogen.

Die Lamina stapedialis entsteht aus der periotischen Kapsel, der Annulus aus dem Hyoidbogen. Bei manchen Thieren ist eine solche Entstehungsweise noch durch directe Verbindung der respectiven anatomischen Elemente zu sehen. Die Stapesplatte ist in der That knöchern mit der vestibularen Wand bei den Cetacea ankylosirt, und andererseits setzt sich der Annulus stapedialis durch Knochengewebe in den Hyoidknochen fort (Hatteria, Zealand, Lizard).[1])

B. Aus erwähnten Thatsachen können nachstehende Folgerungen gezogen werden:

I. Die verschiedenen morphologischen Typen der Gehörknöchelchen bei den Säugethieren können auf Grund von aus der embryonalen Entwicklungsart gezogenen Kriterien classificirt werden.

1. So wie beim Embryo, stellen auch bei der Säugethierreihe die Entwicklung und die bessere Ausbildung der einzelnen Fortsätze des Hammers und Ambosses Vervollkommnungsvorgänge eines primitiven Typus dar.

2. So wie beim Embryo stellt auch bei der Säugethierreihe bezüglich des Typus des Stapes die Vollendung der Verschmelzung der zwei den Steigbügel zusammensetzende morphologische Elemente Vervollkommnungsvorgänge dar.

II. Bei Gehörknöchelchen in der Säugethierreihe sind anatomische Merkmale zu treffen, welche an die embryonalen Entwicklungsvorgänge erinnern.

---

[1]) Vergl. Günther, Philos. Transact. 1867, pag. 595—629.

α) Die innige Affinität des Hammers und des Ambosses als Derivaten des mandibularen Bogens wird repräsentirt:

1. von dem häufigen Vorkommen einer Malleo-incudalis-Ankylosis;

2. von dem gleichen Verhalten der Charaktere des Hammers und des Ambosses, während der Stapes ein specielles Verhalten aufweist.

β) Die Zusammensetzung des Stapes aus zwei morphologischen Elementen wird repräsentirt:

1. vom Verbleiben deutlicher Spuren auch bei erwachsenen Thieren, und sogar bei Menschen, der erwähnten Verschmelzung;

2. vom Vordrängen der Stapesplatte gegen den Vorhof;

3. von der manchmal auftretenden Ankylosis der Stapesplatte mit den Rändern des ovalen Fensters und des Annulus stapedialis mit dem Hyoidknorpel.

Anhang.

Beziehungen der embryonalen Entwicklungsvorgänge zu der Teratologie und Pathologie des Ohres.

Die von mir in dieser Arbeit dargestellten embryonalen Entwicklungsvorgänge hängen innig mit einer Reihe Fragen, welche uns die Teratologie und die Pathologie des Ohres darbietet, zusammen.

Die Grenzen, welche ich mir bei dieser Arbeit vorgeschrieben habe, gestatten es mir nicht, eine ausführliche Rede über so wichtige Gegenstände zu halten; ich will dieses Thema jedoch nur kurz andeuten, indem ich mir vorbehalte, den Gegenstand in einer umfangreicheren Publication zu behandeln, für welche ich jetzt die Materialien sammle.

A. Was die Teratologie betrifft, können wir die Entwicklungsanomalien der Trommelhöhle bei Seite stehen lassen, weil deren Entstehungsweise nach den verschiedensten embryologischen Theorien leicht erklärt werden kann.

Da Hammer und Ambos aus einem und demselben morphologischen Element hervorgehen, sind die combinirten Defecte oder die abnormen Verhältnisse dieser zwei Knöchelchen, welche Anomalien oft mit einer Verkleinerung des Unterkiefers zusammengehen, gut und völlig zu erklären, während der Stapes in solchen Fällen vollkommen gut ausgebildet vorzukommen pflegt.

Die oft auftretende Ankylosis dieser zwei Knöchelchen findet ihren Grund in der Art, nach welcher sich die Trennung beider Knöchelchen beim Embryo vollzieht, und bietet bei Menschen ein ähnliches der bei manchen Thieren normal vorkommenden Verhältnisse.

Das Auftreten bei Menschen des Columelliformis oder des gegen den Vorhof blasenförmig angeschwollenen Stapes (Stapes bullatus), bei vollkommen ausgebildetem Hammer und Ambos, lässt sich ganz gut in Einklang mit den von mir dargestellten morphologischen und embryonalen Vorgängen bringen. Alle diese Thatsachen lassen sich nach Huxley'scher Lehre absolut nicht erklären.

B. Was die Pathologie betrifft, will ich nur einige allgemeine Thatsachen betonen.

Bei dem Gehörorgan können wir, vom embryologischen Standpunkte aus, einen ectodermatischen, von den Derivaten der primitiven Labyrinthblase repräsentirten Abschnitt (häutiges Labyrinth), und einen mesodermatischen, von den Derivaten des mesoblastischen Gewebes, welches die primitive Labyrinthblase umgibt, vertretenen Abschnitt (äusseres und mittleres Ohr, periotische Kapsel) unterscheiden.

An der Entstehung des äusseren und mittleren Ohres nehmen auch epitheliale Gebilde theil. Nach solcher Auffassung wird eine grosse Partie des im anatomischen und klinischen Sinne genannten „inneres Ohr", von einem Gewebe gebildet, welches dieselbe Entstehungsweise wie die Gebilde des Mittelohres anerkennt. Diese Thatsache bietet eine grosse klinische Bedeutung, weil zwischen dem mittleren und inneren Ohre eine innige Verbindung, nicht nur durch Blutgefässe, sondern auch durch die Lymphräume des Bindegewebes festgestellt wird. Solche Verbindung übt jedenfalls einen Einfluss auf den Verlauf der pathologischen Vorgänge des Ohres aus.

Wenn man im Sinne Cohnheim's die Theorie der physiologischen Widerstandsfähigkeit der Gewebe und des Antagonismus der Entwicklung zwischen Bindegewebselementen und functionirenden Epithelien annimmt, auf deren Grund ich in einer vorhergehenden Arbeit die Pathogenie einer schweren Muskelkrankheit vom embryonalen Ursprung festzustellen versucht habe [1]), findet die oben erwähnte Unterscheidung eine wichtige Application auf die Pathologie des Ohres.

Die Otitis media sclerotica s. hyperplastica stellt eine sehr schwere Krankheit dar, welche zugleich das Mittel- und innere Ohr trifft. Diese Krankheit, welche vor keinem Alter Rücksicht trägt, welche keine occasionelle Ursache erkennen lässt, deren unmerkbarer Anfang, deren fatal vorschreitender Verlauf jeder Behandlung widersteht, bietet alle Charaktere einer Krankheitsform embryonalen Ursprungs dar.

Die Symptome, die sich diesem schleichenden Leiden anknüpfen, sind zu wenig charakteristisch, um zu gestatten, dass man es von einer Reihe anderer Adhäsionsprocesse vom klinischen Standpunkte unterscheiden kann, welche nach eigentlichen Entzündungsvorgängen secundär eintreten.

[1]) Contribuzione alla Patogenesi della Pseudoipertrofia musculare progressiva. Annali Univ. di Med. Vol. 265; Deutsche Medicinal-Zeitung. 18. sett. 1884.

Bei der anatomischen Untersuchung trifft man Hypertrophie und diffuse Sclerosis der Bindegewebselemente des mittleren und inneren Ohres, mit secundären Veränderungen der functionirenden epithelialen Elemente. Ein fast charakteristisches Merkmal dieser Affection liegt darin, dass das ovale Fenster und die umgebenden Theile des Mittelohres einen Lieblingssitz der obgenannten Krankheitsvorgänge sind. Die Auffassung der embryonalen Pathogenie dieser Krankheit wird von allen erwähnten Symptomen gestützt; ein mächtiger Beweis zu Gunsten einer solchen Hypothese wird von der Thatsache geboten, dass gerade da, wo, nach meinen Wahrnehmungen in einer der ersten embryonalen Perioden verwickelte Gliederungs- und Verschmelzungsvorgänge vor sich gehen, auch mit grösserer Häufigkeit charakteristische Veränderungen zu constatiren sind.

Ich bin überzeugt, dass noch eine Reihe von nicht in ihrer Physiopathologie genug bekannten Krankheitsvorgängen des Mittelohres in Beziehung zu den embryonalen Entwicklungsvorgängen gebracht werden dürften.

Ich habe versucht, nur auf Grund der Resultate eigener Beobachtungen und in Anbetracht der hauptsächlichen über diesen Gegenstand bisher aufgestellten Theorien eine vollständige Lehre über die erste Anlage und die ersten embryonalen Entwicklungsstadien des Mittelohres und der periotischen Kapsel zusammenzustellen. Alle Sorgfalt wurde darauf verwendet, die Resultate meiner Wahrnehmungen mit den Thatsachen der vergleichenden Anatomie und der Pathologie in Vergleich zu stellen: die vollständige Uebereinstimmung der einen mit den anderen dürfte, meines Erachtens, als eine schätzenswerthe Bestätigung der erzielten Lehre angesehen werden.

Die hauptsächlichsten Resultate meiner Arbeit lassen sich wesentlich in folgenden Sätzen resumiren:

I. Bei Menschen und höheren Wirbelthieren tragen drei morphologische Elemente bei, die Gehörknöchelchenkette zu bilden, nämlich: *a)* mandibulares (Hammer und Ambos), *b)* hyoidales (Annulus stapedialis), *c)* periotisches Element (Lamina stapedialis). Der Stapes geht aus der Verschmelzung der zwei letzteren Elemente hervor.

II. Die drei, die Gehörknöchelchenkette zusammensetzenden Elemente können bei der Mannigfaltigkeit der morphologischen Typen bei den verschiedenen Familien der Säugethiere und bei den übrigen Wirbelthieren verfolgt werden.

III. Die tubo-tympanale Höhle geht aus dem seitlichen Raume hervor, welcher zwischen den zwei ersten Kiemenbogen und der Schädelbasis entsteht.

Bibliographie.

Man vergleiche ausser den unten bezeichneten Werken die Handbücher Balfour's, Politzer's, Gruber's, Urbantschitsch's u. A.

1. 1824. Hutschke, Beiträge zur Physiologie und Naturgeschichte. Weimar.
2. 1826. Otto, Nova Acta Academiae Caesar. Leopold. Carola. T. XIII, pag. 25 (Arteria stapedialis).
3. 1828. Meckel, Carotis und Steigbügel. Müller's Archiv.
4. — Burdach, Physiologie. Leipzig. II, pag. 456—465.
5. 1832. Rathke, Ueber den Kiemenapparat und das Zungenbein der Wirbelthiere. Riga, Dorpat.
6. — Hutschke, Meckel's Archiv.
7. 1835. Valentin, Lehrbuch d. Physiologie d. Menschen. 2° Bd., III. Abt.
8. — Valentin, Lehrbuch d. Entwicklungsgeschichte. Berlin 1835.
9. 1837. Reichert, Ueber die Visceralbogen der Wirbelthiere im Allgemeinen und deren Metamorphosen bei den Vögeln und Säugethieren. Meckel's Archiv. 1837, pag. 120.
10. — Hallmann, Die vergleichende Osteologie d. Schläfenbeins. Müller's Archiv.
11. 1839. H. Rathke, Entwicklung des Natters. Königsberg.
12. 1842. Günther, Beobachtungen über die Entwicklung des Gehörorgans. Leipzig.
13. 1845. Hyrtl, Vergleichende Untersuchungen über das innere Gehörorgan des Menschen und der Säugethiere. Prag.
14. — Hyrtl, Medicinische Jahrb. d. k. k. österreichischen Staates. Bd. X.
15. 1855. Bruch, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Knochengewebes.
16. — Bruch (1863—67), Untersuchungen über die Entwicklung der Gewebe bei den warmblütigen Thieren. Frankfurt a. M.
17. 1861. Magnus, Virchow's Archiv. XX.
18. — Rathke, Entwicklungsgeschichte d. Wirbelthiere. Leipzig 1861.
19. 1862. Magitot u. Robin, Annales des sciences naturelles. Serie IV, XVIII, pag. 213.
20. 1864. Huxley, Lectures of the Elements of Comparative Anatomie. London.
21. 1867. Peters, Gehörknöchelchen d. Schnabelthiere. Monatsberichte d. Akademie d. Wissenschaft. Berlin 1867.
22. — Günther, Phil. Transactions, pag. 595 (Zealand Lizard) [Hatteria].
23. Huxley. 1869. Of the rappresentatives of the Malleus a. Incus of the Mammalia in the other Vertebrata. Proceed. Zoolog. Society. 1869, pag. 361.
24. — 1871. The Anatomie of Vertebrated Animals. London 1871. Deutsche Uebersetzung von F. Ratzel. Breslau 1873.

25. Huxley. 1874. Proceed. zool. Society (Melobranchus).
26. — 1876. On Ceratodus Forsteri. Proceed. Zoolog. Society.
27. — 1876. The Nature of the craniofacial Apparatus of Petromyzon. Journ. of Anat. a. Phys. Bd. X.
28. W. K. Parker. 1869. On the structure and developpement of the skull in the Gallus Domesticus. Philos. Trans.
29. — 1871. The skull of Rana temporaria (Frosch). Ibidem.
30. — 1873. The skull of salmo salar. Backerian Lecture. Phil. Transact.
31. — 1874. The skull of Sus schrofa (Schwein). Ibidem.
32. — 1876. The skull in the Batrachia. Philos. Trans. II. Theil.
33. Parker u. Bettany, The Morphologie of the skull. London 1877.
34. Parker. 1877. The skull in Urodelous Amphibia. Philos. Trans. III. Theil.
35. — 1878. Tropidonotus natrix. Ibidem.
36. — 1878. The skull in Sharks a. Skates. Transactions Zoolog. Society. Bd. X.
37. — 1879. The skull of Lacertilia. Philos. Trans.
38. — 1879. The develloppement of the Green Truthe in the Zoologie of the voyage of H. M. S. Challager. Bd. I, V. Th.
39. — 1882. Proceed. zool. Society.
40. 1870. Eysell, Archiv f. Ohrenheilk. Bd. V, pag. 237 (stapediovestibulares Gelenk).
41. 1872. G. Baraldi, Alcune osservazioni suila craniogenesi dei mammiferi. Giornale della R. Accademia medica di Torino, adunanza 25. Ottobre.
42. — Strelzoff, Ueber die Bildung des Knochengewebes. Leipzig.
43. — C. Gegenbaur, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie d. Wirbelthiere. III. Heft. Das Kopfskelet d. Selachiern. Leipzig.
44. — Semmer, Unters. über d. Entw. d. Meckel'schen Knorpels u. seiner Nachbargebilde. Dorpat.
45. 1873. Consult sommary an the end of Prof. Parker's memoir. Phil. Trans. 1873.
46. — Zuckerkandl, Zur Entwicklung des äusseren Gehörganges. Monatsch. f. Ohrenh. Nr. 3.
47. 1874. Politzer, Proc. Styloideus in Beiträge z. Anat. u. Physiol. Als Festgabe Carl Ludwig zum 15. October 1874 gewidmet. Vogel, Leipzig I. Heft, pag. XXX. — Archiv f. Ohrenh. Bd. X. — Handb. d. Ohrenheilk.
47 a. — Schenk, Lehrb. d. vergl. Embryologie. Wien 1874.
48. — Henke u. Reyher, Studien über die Entwicklung d. Extremitäten d. Menschen, besonders d. Gelenke. Sitzungsbericht d. Wiener Akad. d. Wissenschaften. October-Heft.
49. — Peters, Ueber die Gehörknöchelchen und ihr Verhalten zum Zungenbeinbogen bei Sphenodon. Berliner Monatsberichte.
50. 1875. Al. Götte, Entwicklungsgeschichte d. Unke. Leipzig 1875.
51. — Baraldi, Omologia fra gli organi accessori della respirazione dei pesci, e gli organi accessori dell' udito degli altri vertebrati. Atti della Societa Toscana di Scienza Naturali. Vol. 3, Fasc. I.

52. 1875. Stieda, Entwicklung des Unterkiefers u. Meckel'schen Knorpels. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. XI, pag. 243.
53. — Steudener, Beiträge zur Lehre von der Knochenentwicklung und dem Knochenwachsthum.
54. 1876. Gegenbauer, Canalis Fallopiae. Morphol. Jahrb. 2, pag. 436.
55. — Brunner, Beiträge zur Anat. u. Histologie des mittleren Ohres. 1876.
56. — Kölliker, Entwicklungsgeschichte d. Menschen und d. höheren Thiere (vergl. auch die kleine Ausgabe 1884).
57. — Hunt, Transactions of the international Otological Congress.
58. — C. K. Hoffmann (Tubo-tympanaler Raum), Archiv f. mikroskop. Anat. Bd. XXIII, pag. 525—536.
59. 1877. Wiedersheim, Morphol. Jahrb. Bd. III.
60. — Gruber, Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Steigbügels und ovalen Fensters. Monatsschrift f. Ohrenheilkunde. Nr. 12. — Mittheil. aus Prof. Schenk's embryolog. Institute. II. Heft. — Bericht der 50. Naturforscherversamml. München.
61. — Gruber, Zur Entwicklungsgeschichte des Hörorganes der Säugethiere und des Menschen. Monatsschr. f. Ohrenh. 1878, Nr. 5.
62. — Moldenhauer: Morpholog. Jahrb. Bd. III, pag. 106.
63. — Urbantschitsch, Ueber die erste Anlage des Mittelohres u. des Trommelfells. Schenk's Mittheilungen. 1877, 1. Heft.
64. — Hunt, American Journal of the Medical Sciences.
65. 1878. Löwe, Medizinisches Centralblatt. Nr. 30.
66. — Doran, Linnean Society Trans. 1878. Vol. 1.
67. — Bernays, Morph. Jahrb. Bd. IV, pag. 403.
68. — Gegenbauer, Vergleich. Anat. 1878, pag. 561 u. 493.
69. — Nagel, Die Entwicklung d. Extremitäten d. Säugethiere. Inaugural-Dissertation. Marburg.
70. — S. Pouchet, Du développement du squelette des poissons osseux. Journ. de l'anat. et de la phys.
71. 1879. Parker u. Bettany, Morphologie d. Schädels. Deutsch v. Vetter. Stuttgart.
72. — Urbantschitsch, Beobachtungen über die Bildung d. Hammer-Ambos-Gelenkes. Mittheil. aus dem embryol. Instit. d. Prof. Schenk. III. Heft.
73. — Schulin, Archiv f. Anat. u. Physiol. Anat. Abtheil.
74. — Kassowitz, Normale Ossification u. s. w. Stricker's Medic. Jahrb. III. u. IV. Heft.
75. 1880. Salensky, Morphologisches Jahrb. Bd. VI, pag. 413.
76. — Salensky, Zoologischer Anzeiger. 11. Jahrg., Nr. 28, pag. 250.
77. — Stöhr, Zur Entwicklungsgeschichte des Kopfskeletes der Teleostier. Festschrift zur dritten Säcularfeier der Alma Julia Maximiliana v. med. Facultät zu Würzburg. Bd. II.
78. 1881. His, Archiv f. Anatomie u. Physiologie. 4., 5. Heft, pag. 319 u. ff.
79. 1882. Fraser, Philosoph. Transactions.

80. 1882. Rüdinger, Zur Anatomie des Gehörorgans.
81. 1883. Noorden, Archiv f. Anat. u. Entwicklungsgeschichte. Anat. Abt. 1883, pag. 235—265.
82. — Dollo, On the Malleus of the Lacertilia and die Malar a. Quadrat Bones of Mammalia. Quaterly Journal of mikrosk. Sciences. N. S. XCII, pag. 579.

Erklärung der Abbildungen.

Alle Figuren wurden Präparaten, welche nach den im allgemeinen Theile dieser Arbeit angegebenen Methoden vorbereitet worden sind, entnommen. Die bezeichneten Vergrösserungen beziehen sich auf die folgenden Reichert'schen Systeme:

Vergr.	24 =	Object	2	Oc. II,	Bei 135 Mm. Tubuslänge.
„	30 =	„	2	„ III,	
„	200 =	„	5	„ III,	
„	25 =	„	1a	„ III.	

Die Buchstaben beziehen sich in allen Figuren auf die lateinischen Benennungen.

Mn. = I. Kiemenbogen, mandibularer Zellenstrang respective Knorpel, Meckel'scher Knorpel.

Hy. = II. Kiemenbogen, hyoidaler Zellenstrang resp. Knorpel; Reichert'scher Knorpel.

Pr. Or. = Processus orbitalis des 1. Kiemenbogens.

Cap. la. = Periotische Kapsel.

Ca. ca. s. = Der Abschnitt der periotischen Kapsel, welcher die Bogengänge enthält.

Pr. p. = Processus perioticus.

Ch. d. = Chorda dorsalis.

M. = Hammer.

Ca. Ma. = Hammerkopf.

Ma. Ma. = Hammergriff.

I. = Ambos.

I. pr. l. = Langer Ambosschenkel.

l. pr. br. = Kurzer Ambosschenkel.

St. = Steigbügel.

An. st. = Stapedialring.

La. st. = Lamina stapedialis.

Lig. a. = Ligamentum annulare.

Fen. r. = Rundes Fenster.

M. st. = Steigbügel's Muskel.

Te. ty. = Musculus tensor tympani.

M. temp. = Musculi temporales.

An. ty. = Annulus tympanicus.

Ca. v. = Verticale Bogengänge.
Ca. s. s. = Oberer Bogengang.
Ca. s. ex. = Aeusserer Bogengang.
Ca. coch. = Ductus s. canalis cochlearis.
Sac. = Sacculus.
D. E. = Ductus endolymphaticus.
R. = Raphe zwischen vestibularem und cochlearem Abschnitte der periotischen Kapsel.
Ca. tu. ty. = Tubo-tympanaler Raum.
Ca. a. ex. = Aeusserer Gehörgang.
Ca. i. = Darmcanal.
Ca. ac. i. = Canalis acusticus internus.
VII. = Facialis N.
Ch. ty. = Chorda tympani.
V^2, V^3. = Zweiter, resp. dritter Ast des N. trigeminus.
G. G. = Ganglion Gasserii.
VIII. = N. acusticus.
IX. = N. glossopharyngeus.
Ju. = Vena jugularis.
Ca. = A. carotis.
A. mn. = Arteria mandibularis.
A. st. = Arteria stapedialis.
A. hy. = Arteria hyoidea.
V. = Gefäss.
O. = Auge.
La. = Labyrinthblase.
M. La. m. = Mandibula, lamella medialis.
Ma. la. l. = Mandibula, lamella lateralis.
A. a. = Arteria alveolaris.
N. a. = Nervus alveolaris.
D. = Zahnkeime.
Su. Li. = Sulcus lingualis.
L. i. s. = Lamella inferior ossis squamosis.
L. v. s. = Lamella verticalis ossis squamosi.
P. g. m. = Processus gracilis mallei.

Fig. 1—4. Horizontale Schnitte, Reihe von unten nach oben, durch den zweiten Kiemenbogen, bei einem Katzenembryo 15 Mm. St.-Sch.-Länge. In dieser Schnittserie ist das Verhalten der proximalen Enden des Hyoidbogens, beziehungsweise die Entstehungsart des Annulus stapedialis zu sehen. Vergr. 30.

Fig. 5, 6 und 6 A. Sagittale Schnittserie, von aussen beginnend, bei demselben Embryo. Sind die Krümmung des proximalen Endes des II. Kiemenbogens, der Annulus stapedialis, einige topographische Verhältnisse der Kopfgebilde ersichtlich. Fig. 5 und 6 Vergr. 30; Fig. 6A Vergr. 25.

Fig. 7. Beinahe horizontaler Schnitt durch den Kopf eines 2 Cm. langen Katzenembryo. Annulus stapedialis. Vergr. 30.

Fig. 8. Frontalschnitt durch den Kopf eines 2 Cm. langen Katzenembryo im Niveau des ovalen Fensters. Das proximale Ende des Hyoidbogens, zur Zeit wo der Involutionsvorgang beginnt. Die punktirte Linie deutet den Verlauf des N. facialis an. Vergr. 30.

Fig. 9 und 10. Frontalschnitt durch den Kopf eines 4 Cm. langen menschlichen Embryos. In Fig. 9 ist das Loch des Annulus staped., in Fig. 19 sein hinterer Schenkel getroffen. Vergr. 30.

Fig. 11. Frontalschnitt. Annulus und Lamina stapedialis bei einem $4^1/_2$ Cm. menschlichen Embryo. Vergr. 200.

Fig. 12. Frontalschnitt. Lamina und Annulus staped. bei einem 8 Cm. langen menschlichen Embryo. Vergr. 30.

Fig. 13. Das Gewebe des Annulus und des Lamina staped. bei einem 8 Cm. langen menschlichen Embryo. Vergr. 200.

Fig. 14—18. Horizontale Schnittserie von unten bei einem 8 Cm. menschlichen Embryo, um das Verhalten des proximalen knorpeligen Endes des zweiten Kiemenbogens zu zeigen. Vergr. 24.

Fig. 19. Schema, um die Entstehungsweise des tubo-tympanalen Raumes darzustellen. *a b* mediale untere Fläche des mandibularen Bogens, *a c* mediale obere Fläche des zweiten Bogens, *b e c* Schädelbasis. Die punktirte Linie deutet die Umwandlungen, welche der Raum *a b c* eingeht.

Fig. 20 und 20 A, 21 und 21 A, 22 und 22 A stellen die Gestaltung des tubo-tympanalen Raumes bei den von mir als I, II und III bezeichneten Stadien der Entwicklung dar. — Alle Figuren repräsentiren frontale Schnitte; die mit A bezeichneten Figuren beziehen sich auf weit nach hinten gelegene Ebenen. Vergr. 24.

Fig. 23. Der Hammergriff und der tubo-tympanale Raum bei einem $3^1/_2$ Cm. langen Schweinsembryo. Frontalschnitt. Vergr. 24.

Fig. 24. Die Anordnung des knöchernen Unterkiefers bei einem $6^1/_2$ Cm. menschlichen Embryo. Vergr. 25. (Reichert, Object 1a, Ocular III, 135 Mm. Tubuslänge.)

Fig. 25. Die topographische Lage des Meckel'schen Knorpels, des Os squamosum, des Processus gracilis mallei, des Annulus tympanicus bei einem menschlichen Embryo, $4^1/_2$ Cm. Länge. Vergr. 25.

Druck von Gottlieb Gistel & Comp. in Wien.

Fig. 1.

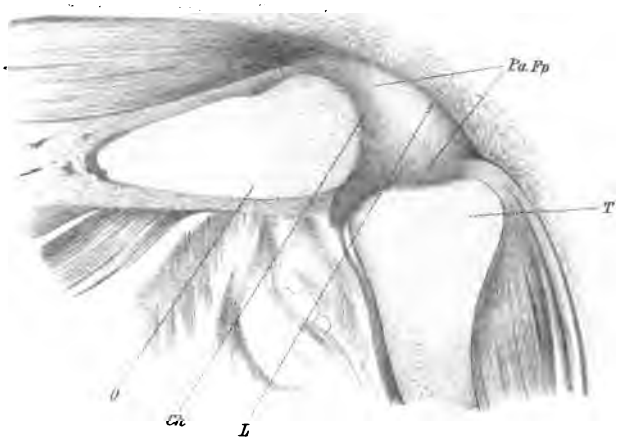
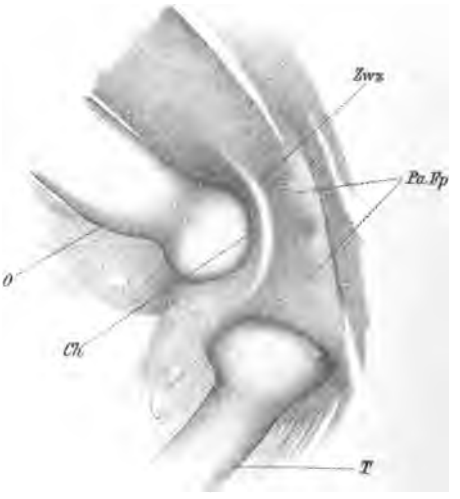


Fig. 2.



Verlag von Alfred Hölder

Fig. 3.

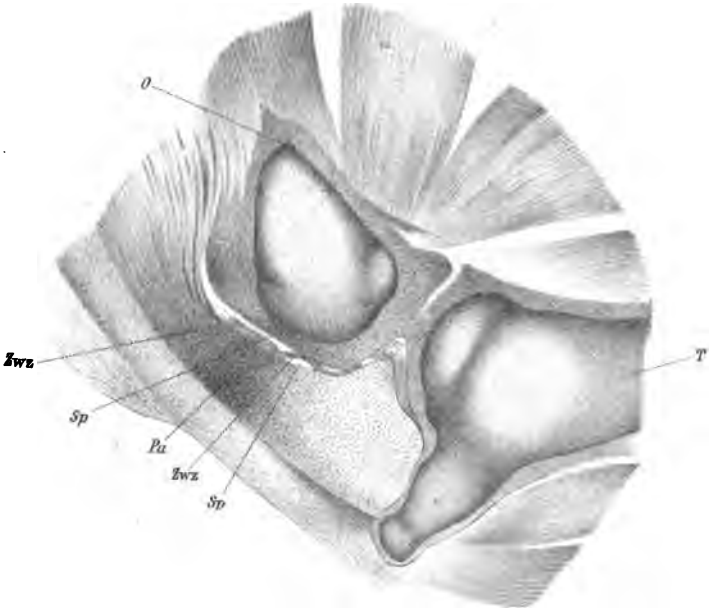
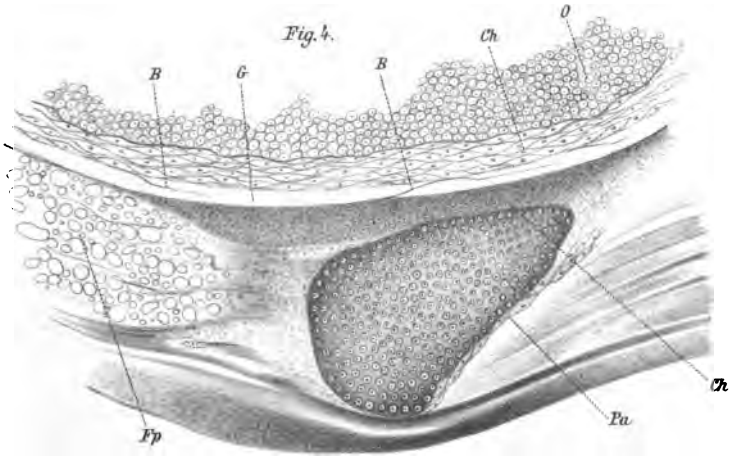


Fig. 4.



J. Wenzel del. & lith. Lith. Anst. v. G. Freytag & Berndt, Wien

k. k. Universitäts-Buchhändler in Wien.

Fig. 1.

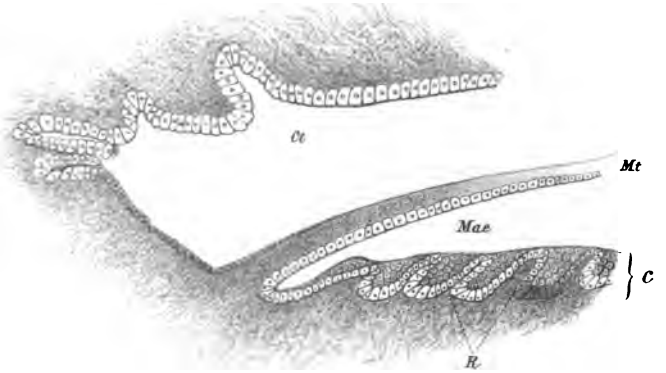
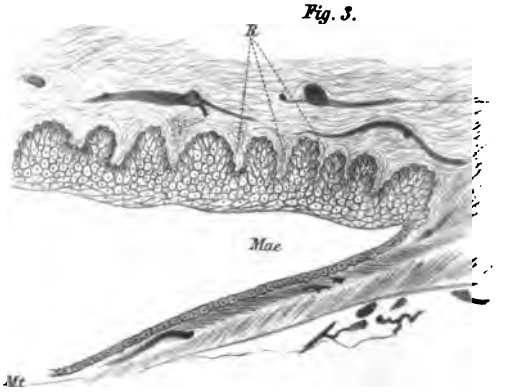


Fig. 3.



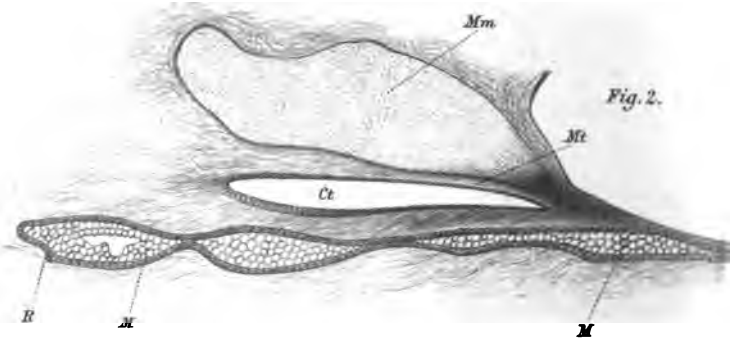
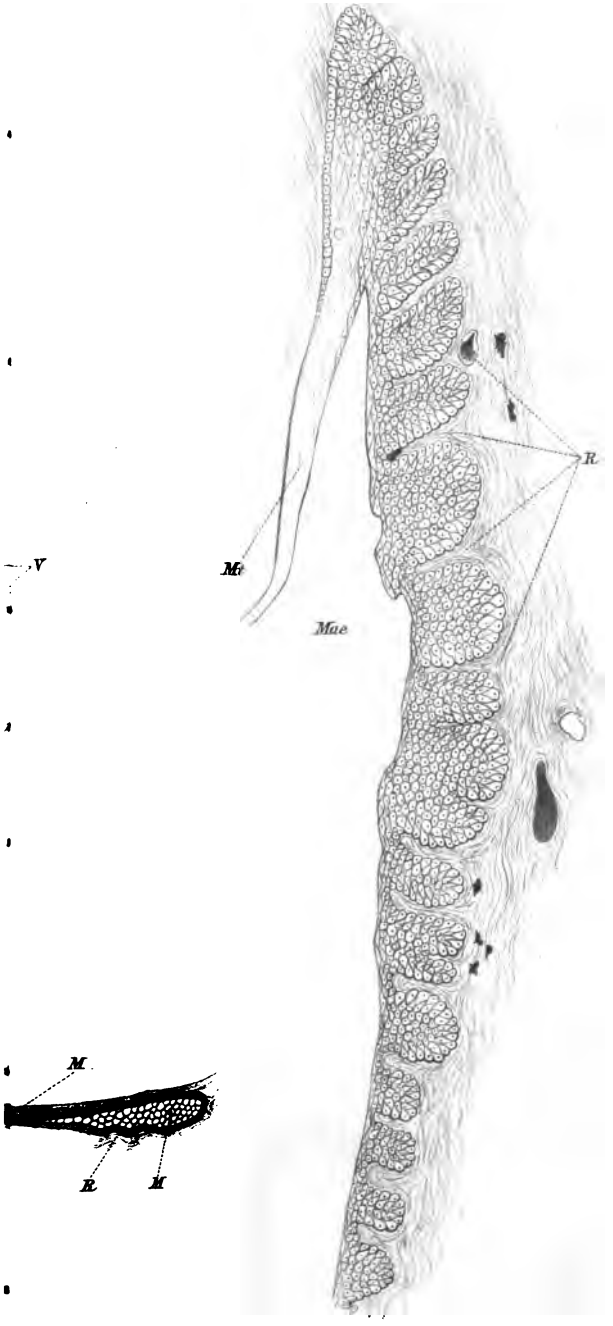


Fig. 2.

Verlag von Alfred Hölder k.

Fig. 4. **Taf. II.**



J. Wenzel del. & lith. Lith. Anst. v. G. Freytag & Berndt, Wien

Hof-u. Universitäts-Buchhändler in Wien.

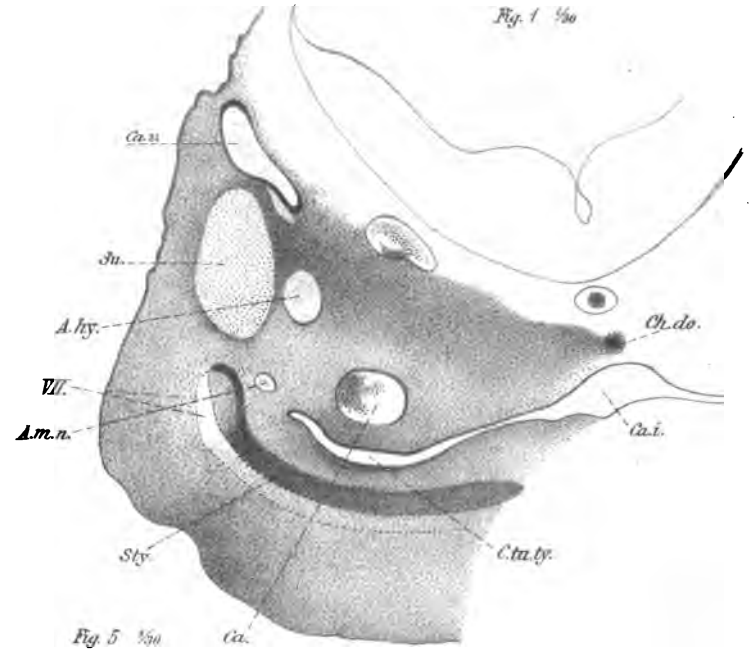


Fig. 1 ½0
Ca.s.
Su.
A.hy.
Ch.do.
VII.
A.m.n.
Ca.i.
Sty.
C.tu.ty.
Ca.

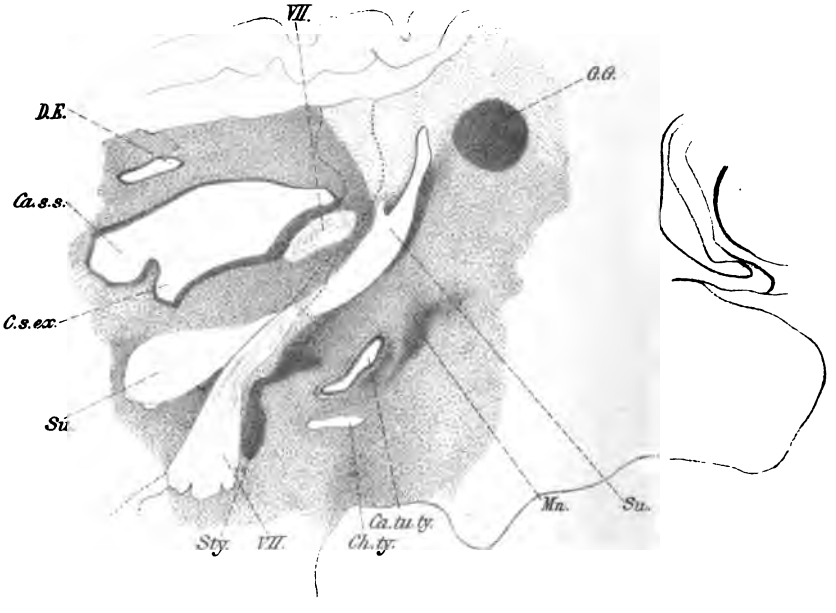


Fig. 5 ½0
VII.
O.G.
D.E.
Ca.s.s.
C.s.ex.
Su.
Mn.
Su.
Ca.tu.ty.
Sty.
VII.
Ch.ty.

Fig. 2. ½₀ Taf. III.

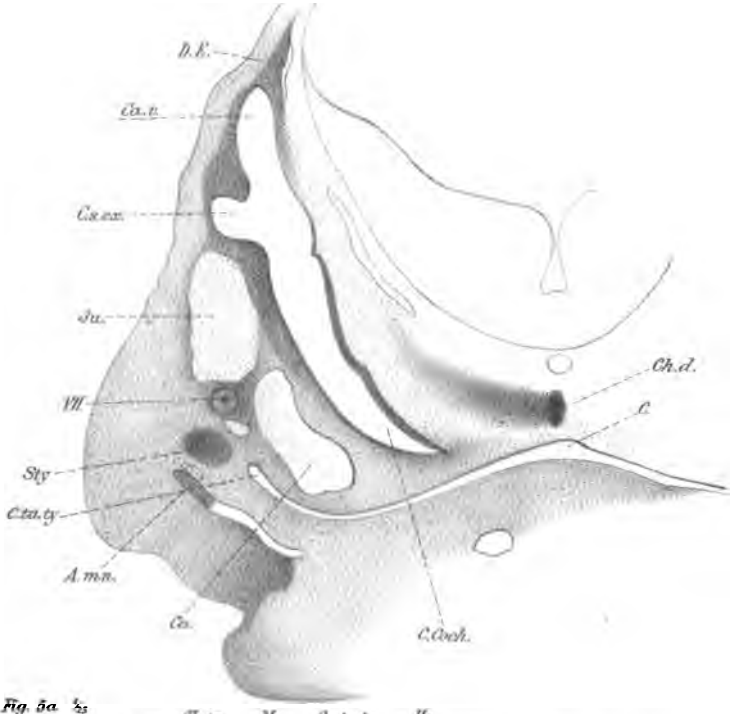
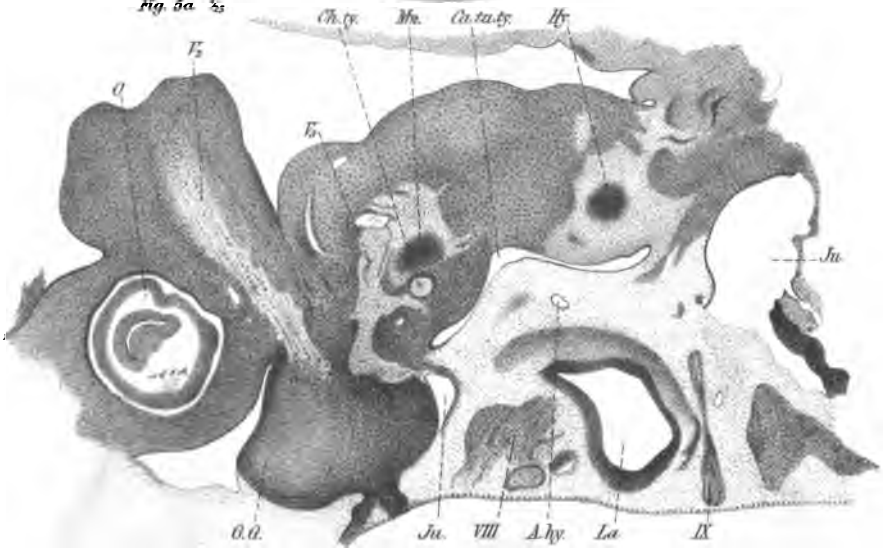


Fig. 3a. ½₅



k.k. Hof- u Universitäts-Buchhändler in Wien.

Fig. 1.

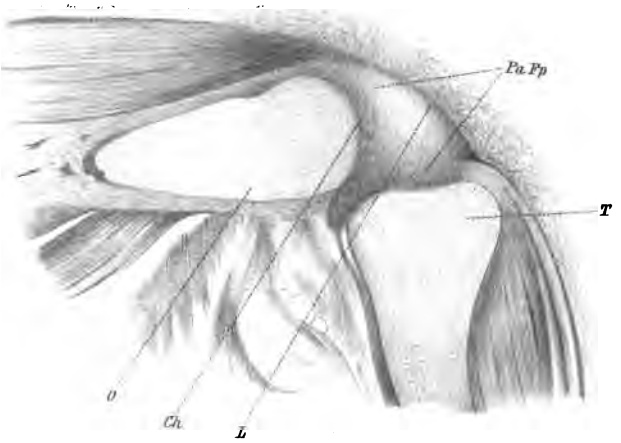
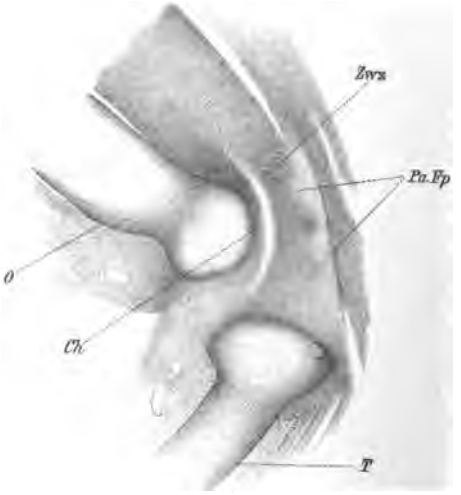


Fig. 2.



Verlag von Alfred Hölder

Fig. 3.

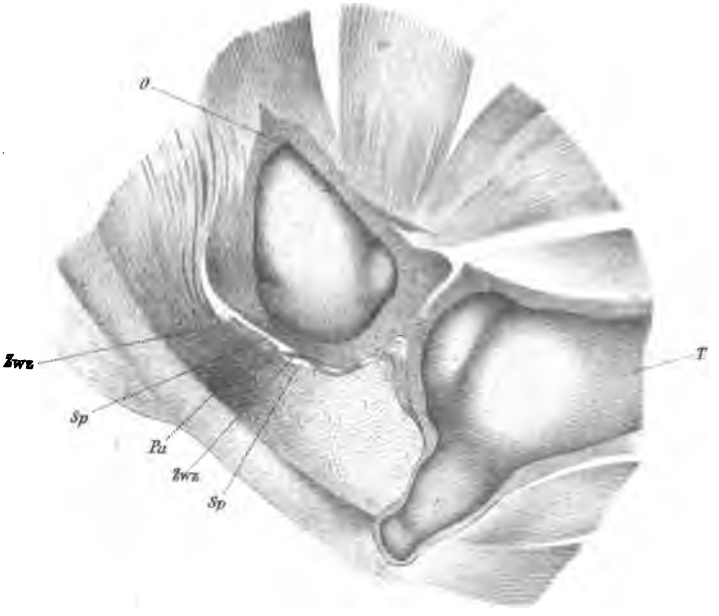
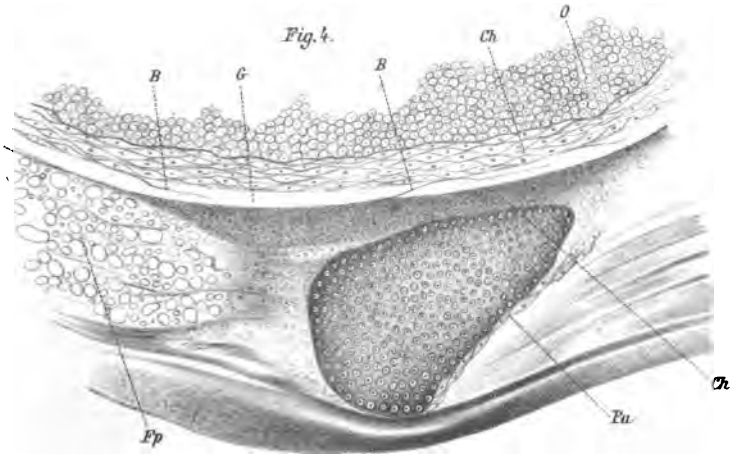


Fig. 4.



L. Wenzel del. & lith. Lith. Anst. v. G. Freytag & Berndt, Wien

Universitäts-Buchhändler in Wien.

Fig. 1.

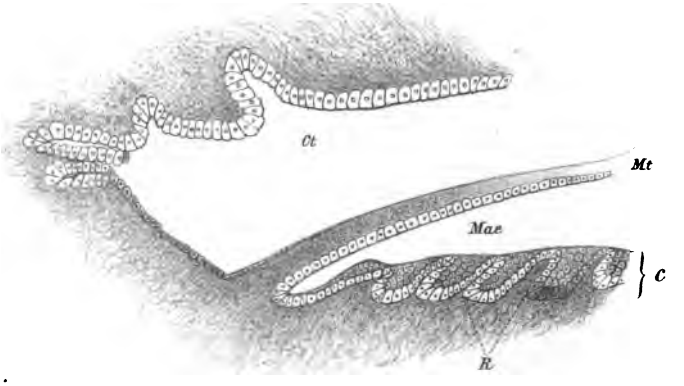
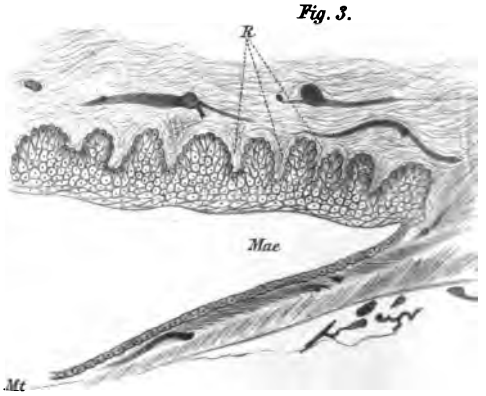
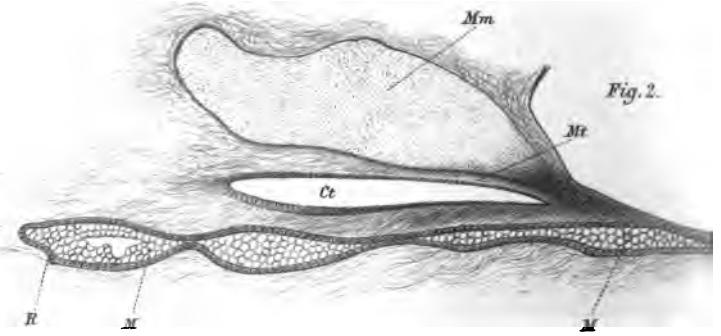


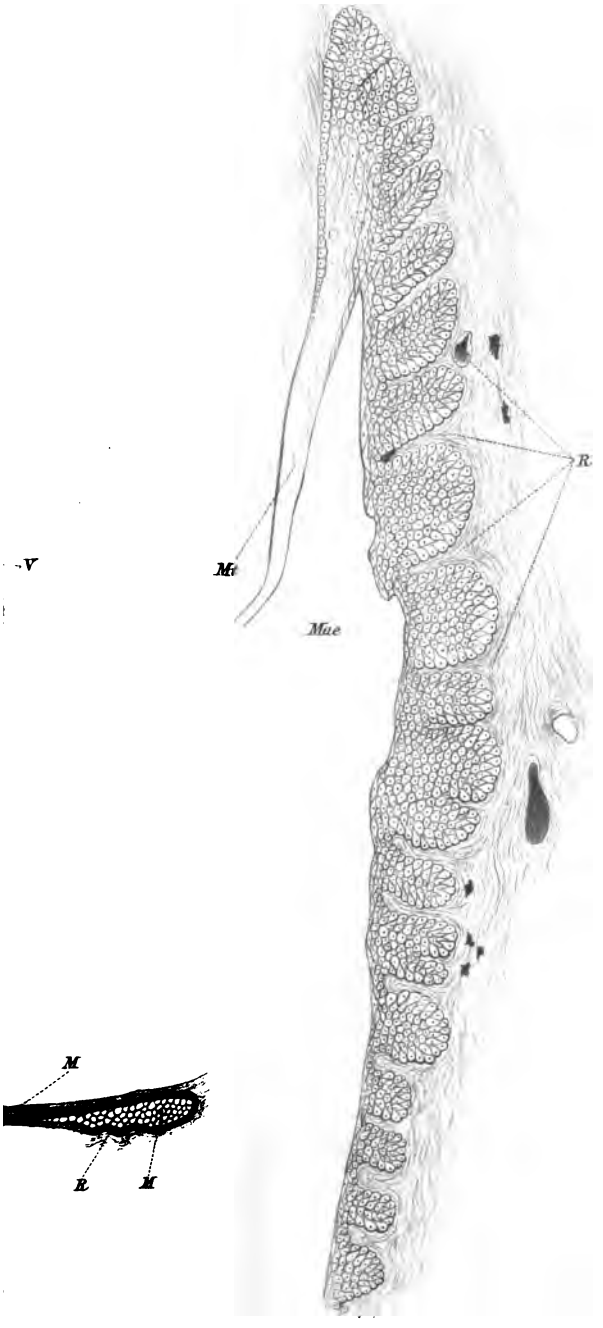
Fig. 3.





Verlag von Alfred Hölder

Fig. 4. **Taf. II.**



J. Wenzel del. & lith. Lith. Anst. v. G. Freytag & Berndt, Wien

hf-u. Universitäts-Buchhändler in Wien.

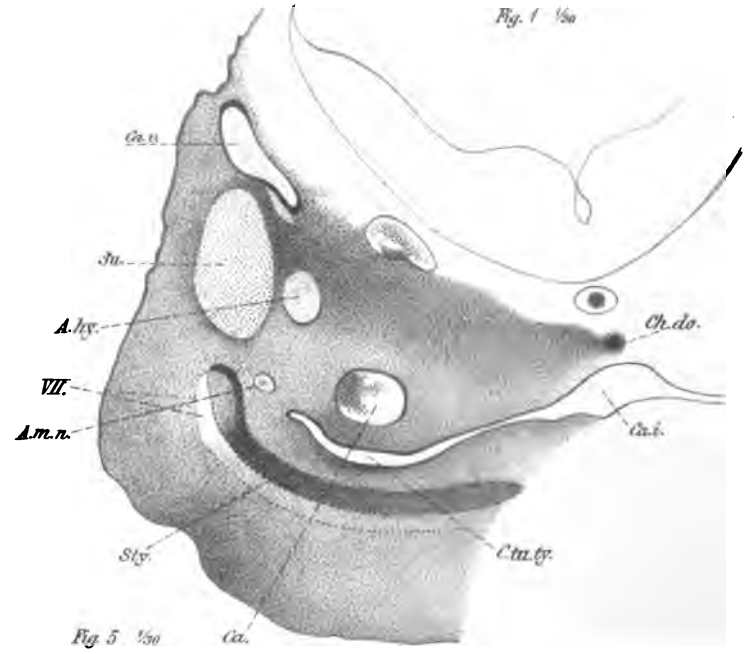
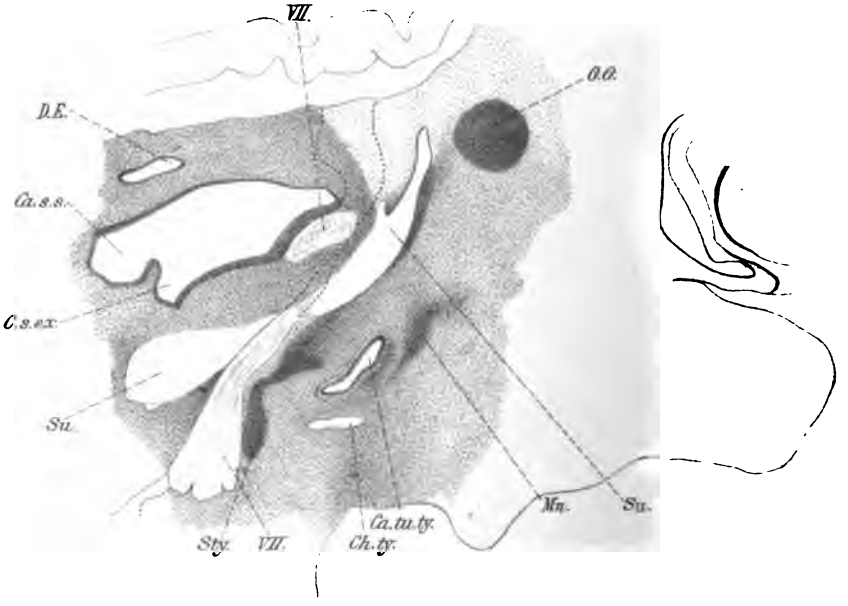


Fig. 5 ½₀



Verlag von Alfred Hölder

Fig. 2. 1/20 Taf. III.

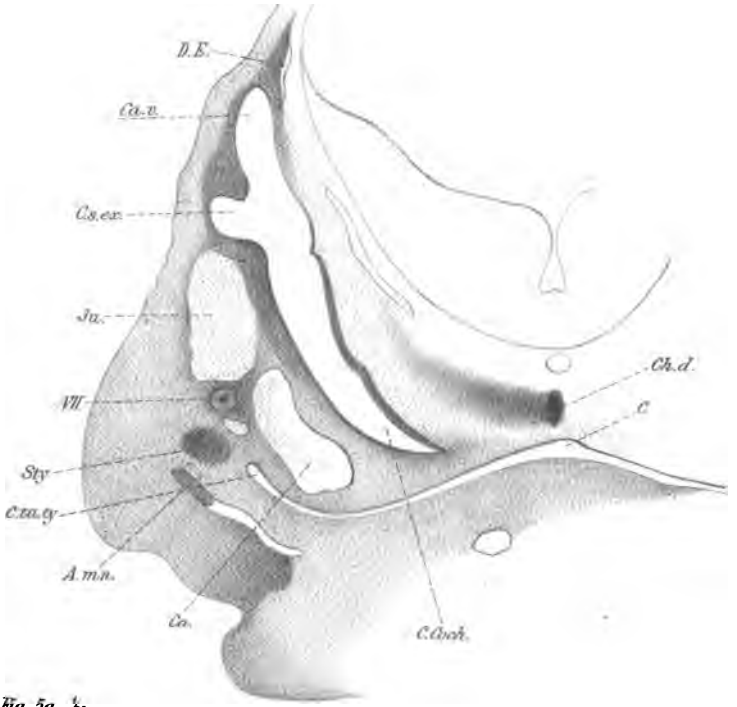
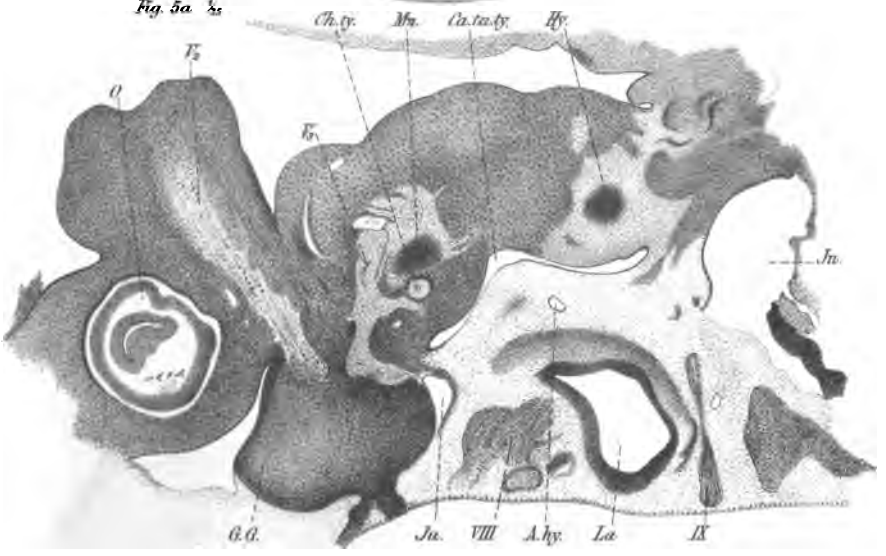
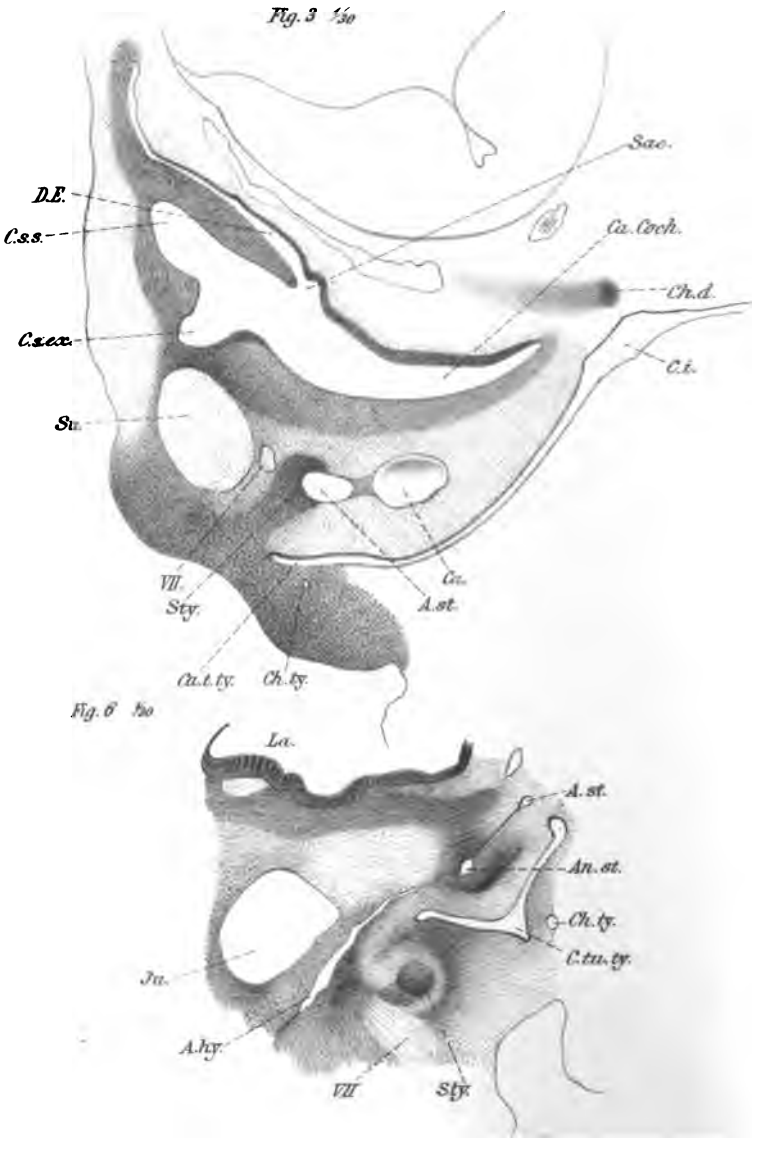


Fig. 5a. 1/25



Hof- u. Universitäts-Buchhändler in Wien.

Lith. Anst. v. D. Freytag & Berndt, Wien.



Gradenigo: Mittelohr

Verlag von Alfred Hölder I

Taf. IV.

Fig. 4 1/30

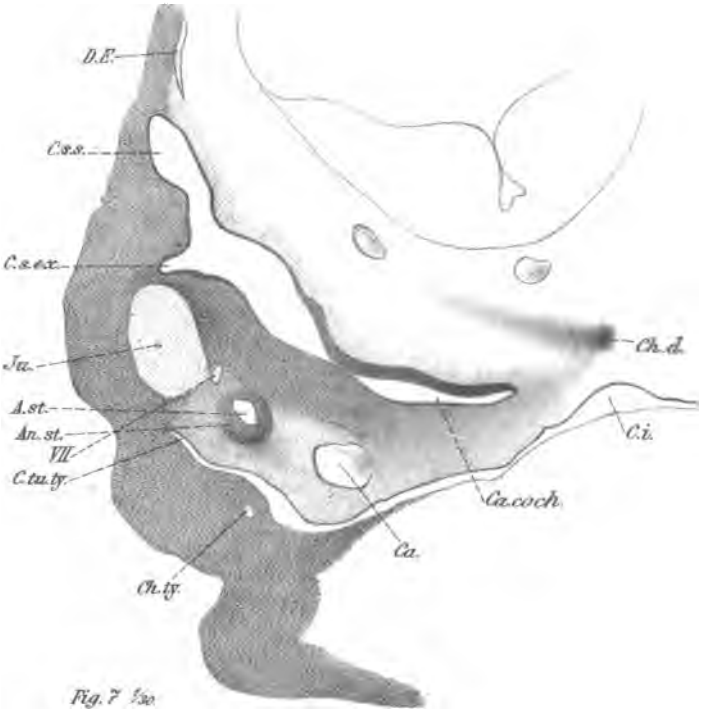
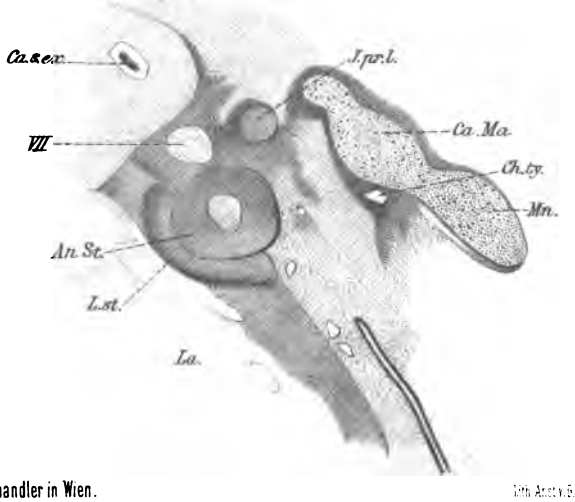


Fig. 7 1/30



Hof-u Universitäts-Buchhandler in Wien.

lith. Anst. v. G. Freytag & Berndt, Wien.

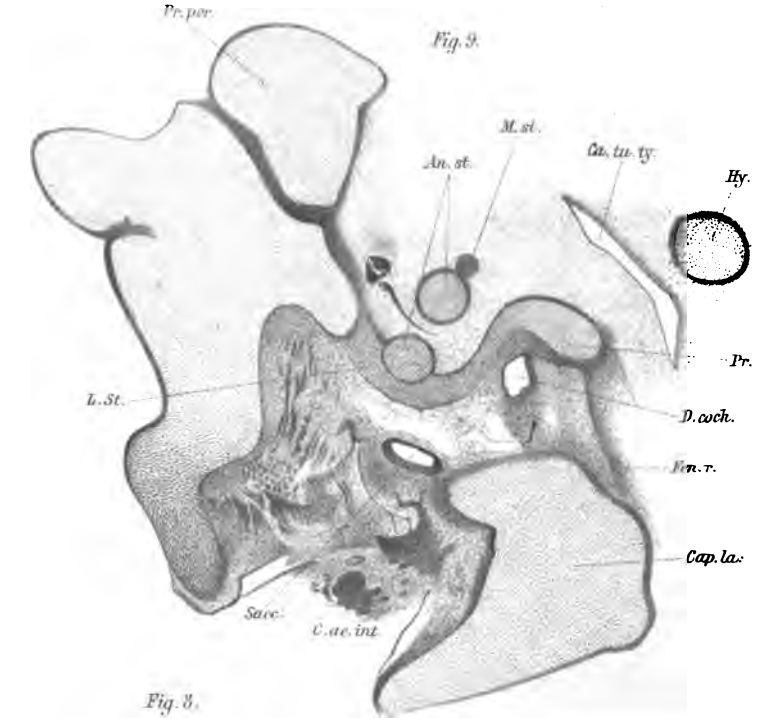


Fig. 9.

Fig. 8.

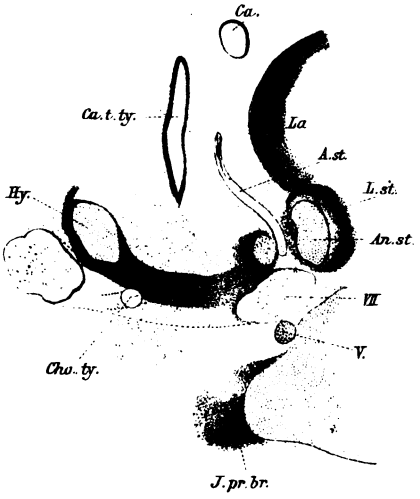
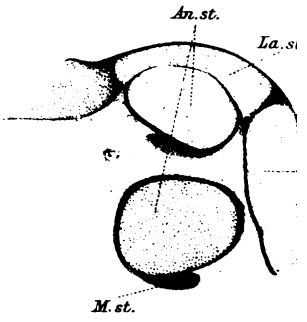


Fig. 12.



Verlag von Alfred Höl

Fig. 10.

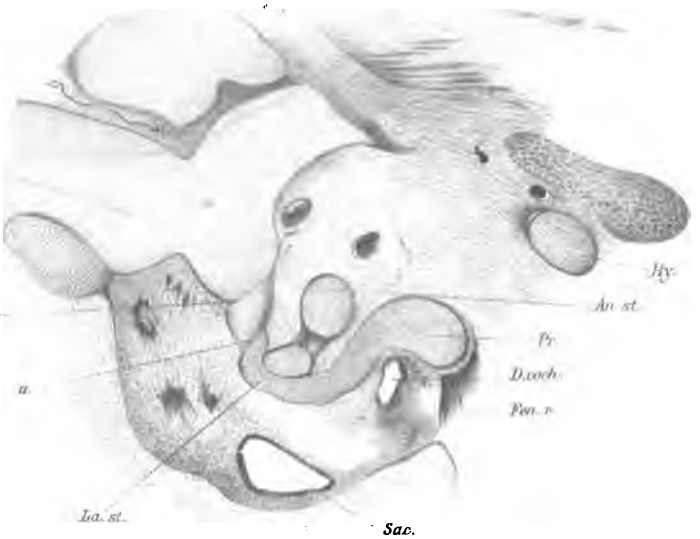
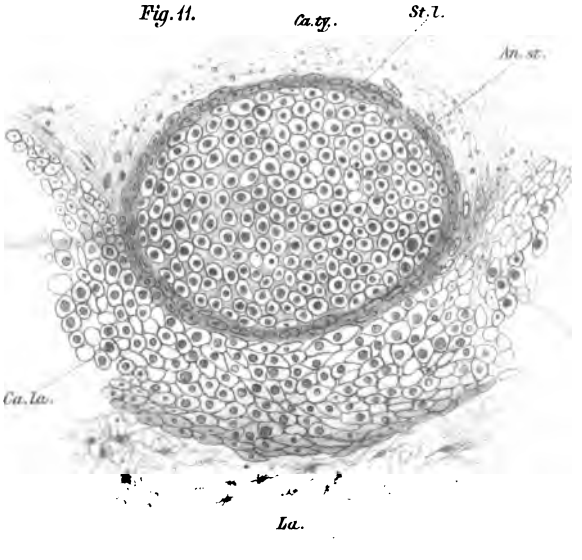


Fig. 11.



der k.k. Hof-u. Universitäts-Buchhändler in Wien.

Lith. Anst. v. Th. Freytag & Berndt, Wien. J. Wenzel Lith.

Fig. 13. 1/300

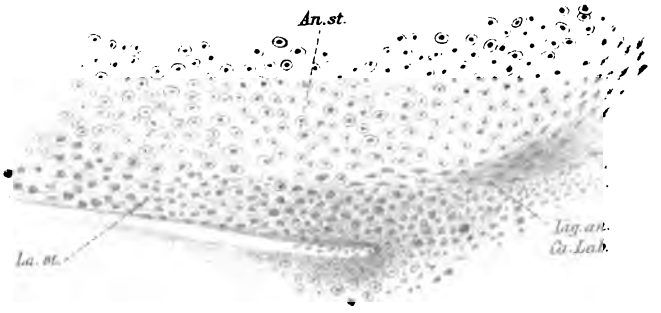
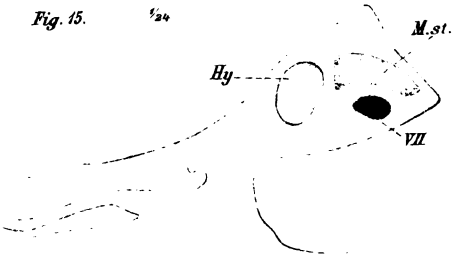


Fig. 15. 1/24



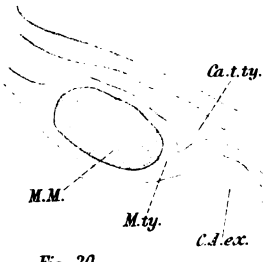


Fig. 20.

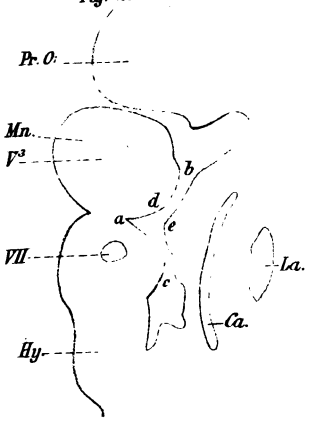


Fig. 20a.

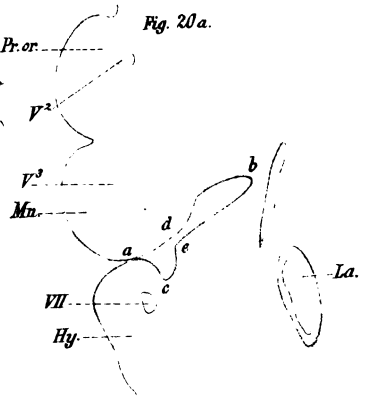


Fig. 14. 1/24

Fig. 16. 1/24

Fig. 17. 1/24

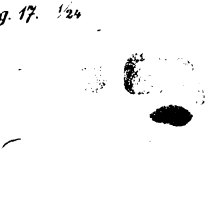


Fig. 18. 1/24

Verlag von Alfred Hölder k.k.Hof-u.Universitäts-Buchhandler in Wien.

Fig. 21.A.

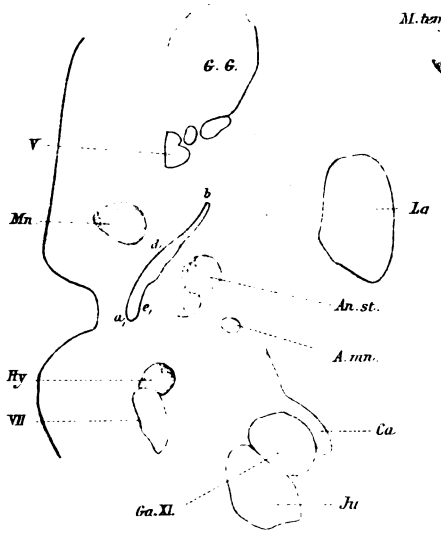


Fig. 23.

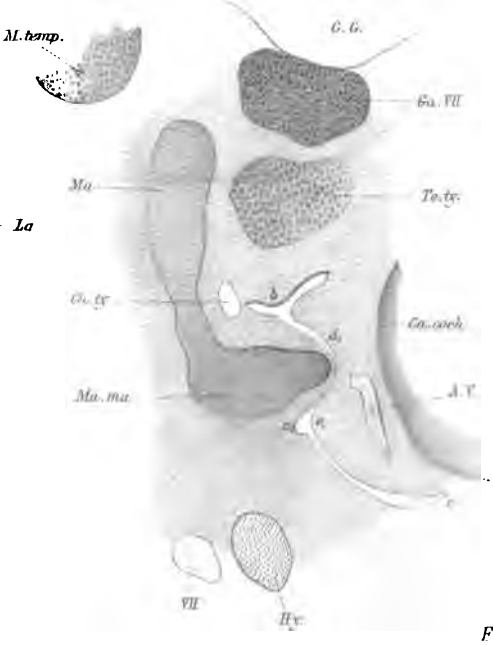


Fig. 22.A.

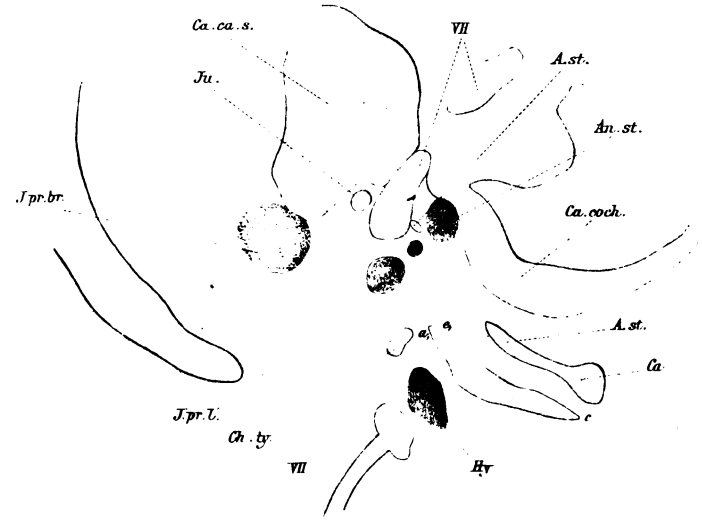
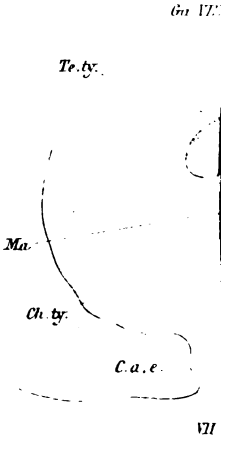
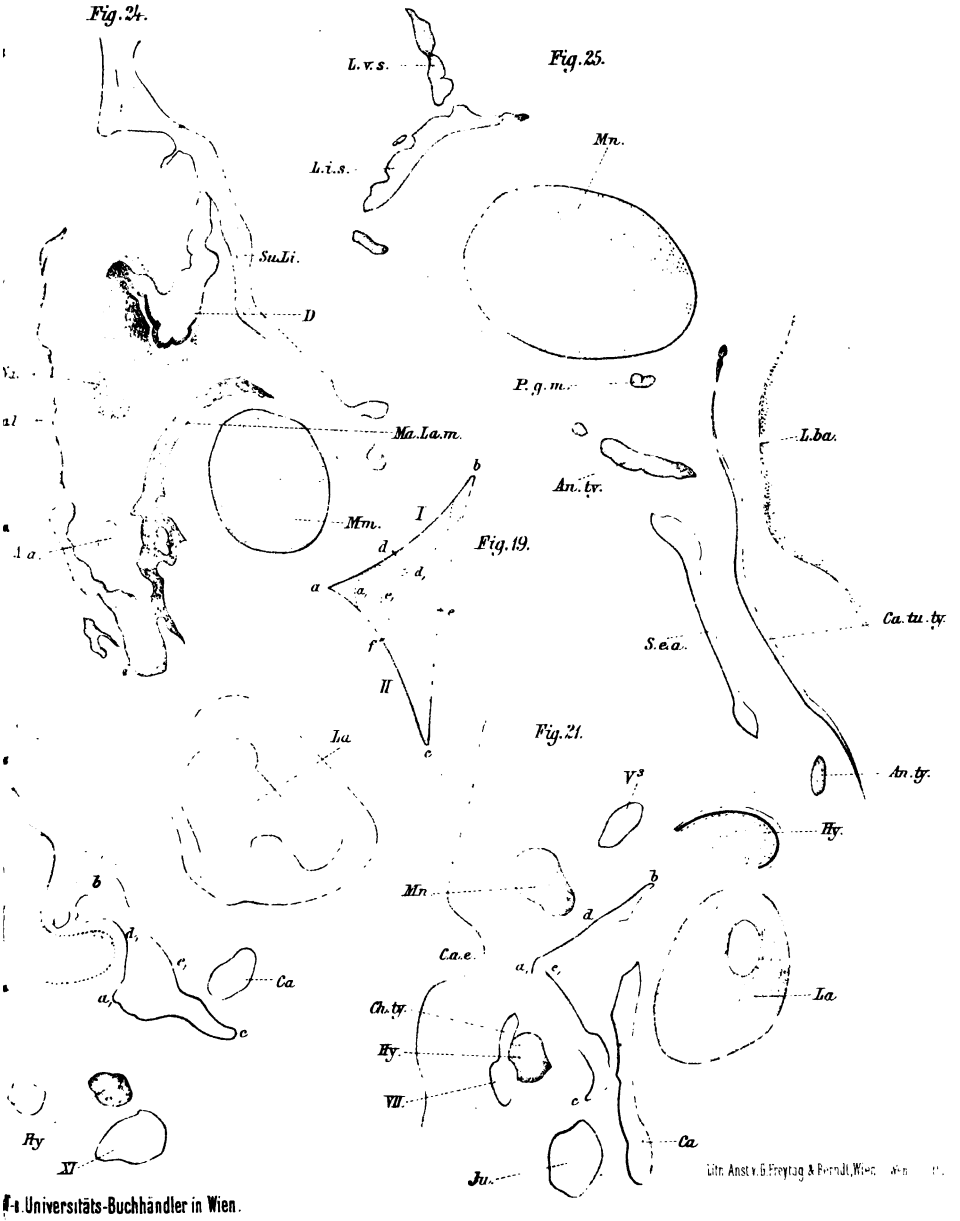


Fig. 2?



Gradenigo: Mittelohr

Verlag von Alfred Hölder k.k



K. k. Universitäts-Buchhändler in Wien.

MITTHEILUNGEN

AUS DEM

EMBRYOLOGISCHEN INSTITUTE

DER

K. K. UNIVERSITÄT WIEN.

VON

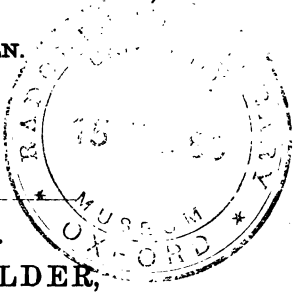
DR. S. L. SCHENK,

K. K. UNIVERSITÄTS-PROFESSOR IN WIEN.

HEFT 1888.

(DER GANZEN REIHE 10. HEFT, DER ZWEITEN FOLGE 3. HEFT.)

MIT 5 TAFELN.



WIEN 1889.

ALFRED HÖLDER,

K. K. HOF- UND UNIVERSITÄTS-BUCHHÄNDLER,

ROTHENTHURMSTRASSE 15.

Inhalt.

Seite

I. *Das Eiweiss der Kiebitzeier als Nährboden für Mikroorganismen.* Von Dottore Domenico Dal Pozzo aus Faënza (Italien) 1

II. *Beitrag zur Lehre über die Biologie der Mikroorganismen.* Von Dr. Giuseppe Strazza aus Monza (Italien) 8

III. *Zur Lehre über die Entwicklung der Kehlkopfmuskeln.* Von G. Strazza aus Monza 14

IV. *Ueber das Verhalten der Zellen der Riechschleimhaut bei Hühnerembryonen früher Stadien.* Von Dr. Ferruccio Putelli aus Venedig 26

V. *Ueber embryonale Zelltheilung.* Von Emil Schwarz, cand. med. 30

VI. *Ueber einige Verklebungen im Gebiete des Kehlkopfes des Embryos.* Von Dr. Ferruccio Putelli aus Venedig 74

VII. *Methode zur Herstellung von Serienschnitten von in Celloidin eingebetteten Stücken.* Von Dr. Ignazio Dionisio aus Turin 80

I.

Das Eiweiss der Kiebitzeier als Nährboden für Mikroorganismen.

Von

Dottore Domenico Dal Pozzo aus **Faënza** (Italien).

(Aus dem k. k. embryologischen Institute des Prof. Schenk in Wien.)

(Am 3. Juli 1887 von der Redaction der Wiener medic. Jahrb. übernommen.)

Die bedeutenden Fortschritte, welche im Studium über die Mikroorganismen in den letzten Jahren gemacht wurden, haben ihren Grund wesentlich darin gefunden, dass ihr Nährboden derart geordnet wurde, damit deren Eigenthümlichkeiten gründlicher als vorher erkannt werden. Die bahnbrechenden Arbeiten von Koch und seiner Schule in Berlin waren es, welche den Impuls zur Förderung der Lehren über die Mikroorganismen gaben. Es fanden sich eine grössere Anzahl bewährter Männer, deren Mittheilungen besonders fördernd in der Kenntniss der Pathologie des menschlichen und thierischen Organismus wurden.

Männer wie Pasteur, A. de Bary, Nägeli, Cohn, Klebs, Salomonsen, Brefeld, Zopf, Buchner, Flügge, Lydtin, Bizzozero, Schottelius, Miguel, Levis, Finkler, Prior, Löffler, Hesse etc., ferner die jüngeren Schüler Koch's: Gaffky, Gärtner, Plagge, Weisser, Frank, dann Hueppe, Fränkel, Johne, Babes etc. haben sich als Forscher und Lehrer auf dem fraglichen Gebiete ihre

bedeutenden und hochzuschätzenden Verdienste erworben. Es sei sogleich zu Beginne meiner Mittheilung hervorgehoben, dass bei der in letzter Zeit sich täglich mehrenden Literatur in einer so kurzen Schrift, wie die vorliegende, kaum an eine Erschöpfung der Literatur des Faches, in welche diese Abhandlung fällt, zu denken ist. Nur eine kurze Andeutung der Lehren über die gegenwärtig in Anwendung stehenden Nährböden zur Züchtung der Mikroorganismen wollen wir anführen. An diese sollen dann die Ergebnisse über den von mir gewählten Nährboden und einige Resultate, welche wir damit erzielten, angereiht werden.

In den Handbüchern von Hueppe[1]) und Fränkel[2]) ist die Zusammenstellung der Literatur über die verschiedenen Nährböden und die Methoden zur Reincultur der Bacillen und Coccen genau angegeben. Es stellt sich heraus, dass man durchsichtige flüssige Nährböden von verschiedener Zusammensetzung angewendet hat. Dieselben sind von verschiedenen Autoren auch in verschiedener Weise zur Züchtung benützt worden. Ferner wurden undurchsichtige feste Nährsubstrate in Anwendung gebracht. Die bedeutendsten Erfolge auf diesem Gebiete sind durch die Einführung der Gelatinculturen zu verzeichnen. Klebs[3]) wandte zuerst die Hausenblase zur Cultur der Coccen an, Brefeld[4]) versetzte die Nährlösungen mit Carraghen oder Gelatine. Erst mit der Verwendung der festen Gelatine und Agar-Agar-Nährböden in der Form von Platten- und Stichculturen, mit der Benützung des coagulirten Blutserums in der Weise, wie diese Methoden durch Koch und seine Schule gelehrt werden, sind die Studien leichter ermöglicht worden und zur allgemeinen Benützung den Fachmännern zugänglich.

Obgleich man sich gestehen muss, dass die Erfolge, welche mit Hilfe dieser Methoden aufzuweisen sind, geradezu überraschend

---

[1]) Ferd. Hueppe, Die Methoden der Bacterienforschung. 4. Aufl. Wiesbaden 1886.

[2]) C. Fränkel, Grundriss der Bacterienkunde. Berlin 1887.

[3]) Klebs, Beiträge zur Kenntniss der Mikrococcen. Archiv f. experiment. Pathol. 1873, Bd. I.

[4]) Brefeld, Botanische Untersuchung der Schimmelpilze. 1872—1881, Bd. I—IV.

wirkten, so scheint es doch nicht ausgeschlossen, dass man es nicht wagen dürfte, die Reihe der Nährböden zu vermehren, in der Erwartung, vielleicht auf diesem Wege noch Einiges über die Lebensweise der Mikroorganismen zu erfahren.

Ich suchte daher eiweisshaltige Nährböden anzuwenden. Diese zeigten sich aber wegen ihrer Trübung, welche sie bei der Gerinnung erlangen, weniger verwendbar. Es war daher angezeigt, das Eiweiss aus den Eiern der Nesthocker zu wählen, welches bei der Gerinnung nicht zu einer opaken weissen Masse erstarrt, sondern bei einer Temperatur, wo das Eiweiss gerinnt, sich zu einer durchsichtigen starren opalisirenden Masse gestaltet. Auf diese Verschiedenheit des Eiweisses der Vogeleier wurde von Tarchanoff[1]) hingewiesen, indem er durch seine Untersuchungen zeigte, dass bei den gefiedert geborenen Vögeln (Nestflüchter) das Eiereiweiss zu einem opaken Coagulum in der Hitze wird, während bei den nacktgeborenen (Nesthocker) dasselbe bei der gleichen Behandlungsweise klar und durchsichtig bleibt. Tarchanoff führt eine längere Reihe der Vögel an, deren Eiereiweiss dieses Verhalten zeigt. Auch suchte dieser Autor nach einer Möglichkeit der Umwandlung des in der Hitze trübe werdenden Eiweisses in die andere Form, was ihm dadurch gelungen war, dass er Hühnereier durch einige Zeit in Kalilösung liegen liess, worauf sich das um den Dotter befindliche Eiereiweiss in das sogenannte Tataeiweiss[2]) umgestaltet.

Das Eiweiss der Nesthocker verwendete ich als Nährboden für die Mikroorganismen. Vorwiegend benützte ich das Eiweiss der Kiebitzeier, da diese mir leicht zugänglich waren und da sie verhältnissmässig mit Rücksicht auf ihre Grösse auch ziemlich viel für unsere Zwecke verwendbares Eiweiss besitzen.

Wenn man das frische Ei der Vögel aufschlägt und den Inhalt desselben in eine Schale mit einemmale auswirft, so beobachtet man, dass das den Dotter umgebende Eiweiss dichter ist als die Eiweissschichte, welche dieses umgibt und der Schalenhaut anliegt. Die letzte ist geradezu bei manchen Eiern dünn-

[1]) Tarchanoff, Pflüger's Archiv d. Physiol. XXX, pag. 303.

[2]) So nennt Tarchanoff das Eiweiss in den Eiern der Nesthocker. Tata ist ein Diminutivum eines in Russland gebräuchlichen Mädchenvornamens.

flüssig, während das dem Dotter anliegende Eiweiss nicht leicht auseinander fliesst. Dieses verschiedene Verhalten ist nicht allein auf eine verschiedene Concentration des Eiweissgehaltes, sondern auch auf eine verschieden dichte Anordnung der Septa in der Eiweissmasse zurückzuführen. Bei den Kiebitzeiern ist diese äussere Schichte ziemlich stark flüssig und tritt dadurch die Scheidung dieser von der den Dotter umgebenden Schichte sehr deutlich hervor.

Man eröffne ein Kiebitzei und lasse aus dem vorher mit allen Cautelen äusserlich gereinigten und mit 1 pro Mille Sublimatlösung äusserlich desinficirten Eie die flüssige Eiweissmasse in ein sterilisirtes Gefäss abfliessen. Die dichtere den Dotter umgebende Eiweissschichte verwende man nicht zugleich. Hierauf wird dem Volumen vom flüssigen Eiweiss der vierte Theil Wasser zugeführt, welches gleichfalls früher sterilisirt wurde. Von dieser Lösung giesst man in sterilisirte mit einem Wattapfropf verschlossene Proberöhren und gewinnt aus einem Ei ungefähr für vier bis fünf Eprouvetten zu vertheilende flüssige Lösung. So hergerichtete Eprouvetten werden, in ähnlicher Weise wie beim Herstellen des Blutserums oder anderer fester Nährböden, passend schief gestellt und bei einer Temperatur von ungefähr 70° C. zur Gerinnung gebracht. Es wird zur Sicherheit die discontinuirliche Sterilisirung mit den so hergerichteten Nährböden durchgeführt, was wohl, wie wir aus den folgenden Mittheilungen ersehen werden, nicht unbedingt nöthig zu sein scheint.

Man kann eine Aenderung des Nährbodens insoferne noch dadurch bewirken, dass man zu der Eiweisslösung verschiedene im Wasser lösliche Substanzen hinzufügt, die keine Gerinnung der Lösung bewirken und deren Zusatz nur insoferne eine Aenderung des Nährbodens bewirkt, als man dem Eiweiss noch andere für das Gedeihen der Culturen brauchbare Körper beigemengt hat. Von solchen Körpern wählte ich bisher Glycerin, Dextrin, Kleister, Zuckerlösung, welche Lösungen vor dem Zusatze filtrirt und sterilisirt wurden. Das Glycerin verwendete ich vorzugsweise im Gemenge mit der den Dotter umgebenden dichteren Eiweissmasse, die mit Glycerin und Wasser gemengt, hierauf filtrirt, in ähnlicher Weise verwendbar wird, wie die aus der verdünnten Eiweissmasse

hergestellten Nährböden. Auch hier tritt die discontinuirliche Sterilisation in Anwendung.

An derartig hergestellten Nährböden wurden einige Versuche bei gewöhnlicher Zimmertemperatur zunächst mit Saprophyten angestellt und auch einige parasitäre Mikroorganismen, soweit mir Reinculturen zur Verfügung standen, verwendet.

Im Allgemeinen zeigte sich das Verhalten des Nährbodens, wenn man die Stichcultur machte, folgendermassen: An der Stelle des angebrachten Stiches trat eine Trübung auf, welche sich bald nach einigen Tagen verdickte, ohne radiär auszustrahlen. Von der Stelle des angebrachten Stiches trat zuweilen eine Trübung auf, die nicht so wie im ersten Falle dem angebrachten Stiche entsprechend sich nur einfach im Nährboden verdickte, sondern von hier aus in die Eiweissmasse eingreift und sich durch dieselbe verbreitet, so dass die ganze Masse getrübt erscheint und von dem Impfstiche aus die Cultur den ganzen Nährboden durchgreift. Hierbei kann der Nährboden fest bleiben, obgleich er trübe geworden, oder er beginnt sich von der Oberfläche aus zu verflüssigen. Die an der Oberfläche des Nährbodens mit der Impfnadel angebrachten Stiche können ihre Stichform beibehalten, oder sich nach der Breite auf der Oberfläche inselartig ausdehnen oder gleichfalls in die Tiefe eingreifen und den Nährboden trüben und verflüssigen.

Die verschiedenen Formen des Wachsens der Mikroorganismen auf diesem Nährboden sind so charakteristisch, dass sich je nach der Art derselben unterschieden werden können. Es mögen hier einige Erfahrungen mitgetheilt werden, welche ich an einigen Mikroorganismen machte. Der Micrococcus prodigiosus gedeiht in einem schönen rosafarbigen Tone besser und schöner auf einem stärkehaltigen Nährboden. Er verflüssigt nach und nach den letzteren, bis die ganze Masse von diesen Mikrococcen durchsetzt ist. In den Fällen, wo das reine mit Wasser gemengte Eiweiss als Nährboden verwendet wurde, ist die Farbe bei Zimmertemperatur mit der Zeit mehr weniger schmutzigbraun geworden. Der Bacillus des grünen Eiters verhielt sich in ähnlicher Weise. Der Nährboden ward schön smaragdgrün, welche Farbe sich bald

gleichmässig über den ganzen Nährboden verbreitet und nach der Verflüssigung beibehalten wird.

Der Bacillus der blauen Milch bräunt anfangs den eiweisshaltigen Nährboden. Bei auffallendem Lichte tritt in späteren Stadien seines Wachsens eine Andeutung von Bläue auf. Der Bacillus violaceus fällt auch hier durch seine schöne violette Farbe auf. Die Hefe gedeiht gleichfalls schön und tritt bei färbiger Hefe die Farbe derselben deutlich hervor, jedoch stets in helleren Nuancen als auf manchen anderen verwendeten Nahrböden. Die schwarze Hefe verliert theilweise in dünnen Schichten ihre Pigmentirung und wird zuweilen gelblich. Die Rosahefe ebenso, die weisse und gelbe Hefe gedeihen schön und behalten ihre Farbe bei. Der Erysipel-Mikrococcus (Fehleisen) greift vom Impfstiche bald durch den ganzen Nährboden. Es wird hierbei die Eiweissmasse derart diffundirt, dass sie ziemlich getrübt erscheint. Dieser Mikroorganismus ist ein Repräsentant jener Mikroorganismen, welche bei ihrem Wachsthum die Eiweissmasse als Nährböden durchsetzen und sich in diffuser Form in denselben verbreiten, dabei den Impfstich stets deutlicher hervortreten lassen.

Eine Reihe anderer Mikroorganismen zeigten bald das eine, bald das andere Bild am Nährboden. Manche gedeihen nur sehr langsam. Zuweilen war gar kein Erfolg der Impfung nachzuweisen oder derselbe war unsicher.

Eine der ferneren Aufgaben, welche ich mir stellte, war, zu entscheiden, ob denn in den frischen, dem Kiebitzei entnommenen Eiweiss bereits Keime enthalten sind, aus denen sich Mikroorganismen entwickeln. Zu diesem Zwecke nahm ich das frische Eiweiss aus dem Ei und trug es, ohne irgend einen Zusatz, auf eine sterilisirte Glasplatte auf. Die dünne Schichte Eiweiss wurde unter dem Recipienten einer Luftpumpe über Schwefelsäure getrocknet. Die so getrocknete Eiweissschichte ward in eine sterilisirte feuchte Kammer gelegt und mehrere Tage, ja sogar zwei Wochen, liegen gelassen. Bei der näheren makroskopischen und mikroskopischen Untersuchung ergab sich wiederholt, dass die frischen nicht in Bebrütung befindlichen Eier, welche ein klares Eiweiss besitzen, frei von Mikroorganismen waren.

Wenn ich die Eiweissschichte auf den Glasplatten, bevor sie getrocknet wurde, mit irgend einer Reincultur geimpft habe, so bekam ich nach einer Reihe von Tagen die den bezüglichen Mikroorganismen entsprechenden Inseln in den verschiedensten Formen zu sehen, ohne dass darin etwas von anderen Beimengungen enthalten wäre, was der Provenienz den ursprünglich in der Eiweisslösung enthaltenen Keimen entsprechen würde. Auf diese Weise gelangte ich zu der Annahme, dass im frischen Eiweiss der Kiebitzeier keine Keime für die Entwicklung der Mikroorganismen enthalten sind.

Ich versuchte daher mit Hilfe dieser Eiweissmasse Plattenculturen bei gewöhnlicher Zimmertemperatur in der Weise durchzuführen, dass ich auf der Platte mit der Platinnadel impfte und daselbst die zur Impfung verwendete Portion im Eiweiss fein vertheilte. Die so hergerichtete Masse wurde über Schwefelsäure unter dem Recipienten auf der Platte getrocknet. Hierauf in die feuchte Kammer gebracht, ging die Entwicklung der Mikroorganismen vor sich und man konnte von der Platte, die stets feucht erhalten war, in der bekannten Weise weitere Impfversuche durchführen.

Zum Schlusse sei noch zu erwähnen, dass man die so hergerichteten Platten an einem womöglich dicht verschlossenen, vor dem Zutritt von Mikroorganismen geschützten Orte trocknen lassen kann und auf diese Weise ein Substrat für die weiteren Culturen im Vorrathe behält, welches, blos in den feuchten Kammern einige Zeit gelassen, wieder als zur Verimpfung geeignet benützt werden kann. Weitere Erfahrungen, besonders über die letzte in Anwendung gezogene Methode, werden später aus dem Institute des Herrn Prof. Schenk ausführlicher mitgetheilt werden.

II.

Beitrag zur Lehre über die Biologie der Mikroorganismen.

Von

Dr. Giuseppe Strazza aus Monza (Italien).

(Aus dem Laboratorium des Prof. Schenk in Wien.)

(Am 9. December 1887 von der Redaction der Wiener medic. Jahrb. übernommen.)

Die Untersuchungen an den Mikroorganismen, welche gegenwärtig mit Hilfe der Culturen auf festen Nährböden nach Koch angestellt werden, belehren uns genauer über deren Verhalten, über ihre Eigenschaften und ihre Bildungsweise, als dies früher möglich war. Mit Hilfe dieser Methoden suchte ich nun Einiges festzustellen, um eine Sicherheit zu erlangen, dass der Stoffwechsel dieser kleinen Organismen, wenn sie in einer Nährgelatine sich vermehren, nachweisbar ist. Nicht für eine grössere Ausdehnung von verschiedenen Arten ist es mir bisher gelungen, die anzuführende Methode zu verwenden. Nur für eine geringe Anzahl von Reinculturen war ich in der Lage, die Versuche anzustellen, unter welchen besonders der Micrococcus prodigiosus in erster Linie zu nennen ist.

Wenn man von diesem Mikroorganismus Reinculturen in einer Gelatine mit Hilfe der Platinnadel impft und hierauf das Gewicht einer Gelatine bestimmt, so kann man sich durch eine abermalige Wägung schon nach 48 Stunden überzeugen, dass

constant eine Gewichtabnahme, wenn auch nur in der zweiten oder dritten Decimalstelle, nachweisbar ist. Ein Controlversuch mit einer Gelatine, ohne mit dem Micrococcus prodigiosus geimpft zu sein, sonst unter dieselben Bedingungen gestellt, lässt gleichfalls eine Gewichtsabnahme erkennen. Nur ist diese Gewichtsabnahme constant eine auffallend geringere. Nachdem ich die Versuche mehrere Male wiederholte und durch das Wägen dasselbe Ergebniss vorfand, sah ich mich veranlasst, dieser Erscheinung meine Aufmerksamkeit zuzuwenden, indem mir hierin ein Anhaltspunkt vorzuliegen schien, um ein Resultat des Stoffwechsels bei den Mikroorganismen erschliessen zu können. Die Gewichtsabnahme bei der nicht geimpften Gelatine kann nur als das Ergebniss einer Verdunstung von der Oberfläche der Gelatine betrachtet werden, während der grössere Gewichtsverlust bei der geimpften Gelatine (Micrococc. prod.) aus dem Gewichtsverluste resultirt, welcher durch die Verdunstung und durch den Stoffwechsel des Mikroorganismus bedingt ist, daher stets grösser ausfällt, als dies im ersten Falle zu beobachten war.

Ausser dem Micrococcus prodigiosus wurde noch der Wurzelbacillus, der Heubacillus, der Bacillus des grünen Eiters, auf die Gewichtsabnahme der Gelatine, in der sie sich entwickelten, geprüft. Ferner wurden auch die Gelatine nicht verflüssigende Mikroorganismen bei diesen Versuchen berücksichtigt. Die Ergebnisse, welche hier zusammengestellt wurden, beziehen sich vorwiegend auf den Micrococcus prodigiosus, da bei ihm die oben angeführte Erscheinung verhältnissmässig früh gegenüber den übrigen dem Versuche beigezogenen Bacillen oder Coccen zu beobachten ist. Zu bemerken ist noch, dass die Gewichtsabnahme während des Vermehrens der Mikroorganismen bei den die Gelatine verflüssigenden früher deutlicher ausgesprochen ist, als bei denjenigen, welche keine Verflüssigung derselben bewirken.

Von der grösseren Reihe der Versuche sei hier nur einer angeführt, da bei den übrigen von mir verzeichneten Resultaten der Wägungen ein so ziemlich ähnliches Ergebniss vorlag und etwaige Schwankungen, soweit es mir bisher bekannt ist, keine sehr bedeutenden Differenzen ergaben.

Allerdings kann hier noch nicht an eine quantitative Bestimmung der verbrauchten und ausgeschiedenen Stoffe gedacht werden, auch liegt es ferne, irgend eine Vorstellung über die Grösse des Stoffwechsels zu gewinnen; sondern es kommt mir nur lediglich darauf an, hier den Gewichtsverlust anzudeuten, welcher bei einer Gelatinecultur mit dem Micrococcus prodigiosus auftritt.

Bei einer angewandten Quantität von 3·798 Grm. Gelatine, die sterilisirt war, ergab sich ein procentisch berechneter Gewichtsverlust von 1·290 Grm. %, während von derselben Gelatine 3·612 Grm., die mit dem Micrococcus prodigiosus geimpft wurde, sich ein procentisch berechneter Gewichtsverlust von 1·386 Grm. % zeigte.

Mehrere andere Versuche dieser Art ergaben einen ähnlichen Gewichtsverlust, nur dass derselbe, procentisch berechnet, bald um einige Milligramme oder eventuell um ein Centigramm grösser ausfiel.

Um den Vorwurf zu beseitigen, dass etwa von der Verdunstung auf einer ungleichen Oberfläche der Gelatine die Differenz herrühren könnte, wurden dieselben Versuche in Eprouvetten angestellt, deren Lumen in ihrer grösseren Ausdehnung nur 1·3 Cm. im Diameter betragen hat. Auch in diesem Falle war ein grösserer Gewichtsverlust bei der geimpften Gelatine zu verzeichnen.

Aus der Wägung ergab sich eine Differenz bei der einmaligen Impfung ungefähr im Mittel 0·1 für 100 Grm. der angewandten Gelatine. In unserem Falle war die Differenz 0·096 grösser in 100 Grm. Gelatine, die geimpft war. Es ist hierbei hervorzuheben, dass Schwankungen nur in der zweiten und dritten Decimalstelle zu beobachten waren und in der ersteren dieser beiden selten die Einheiten überschritten waren.

Wenn man diese Ziffer näher berücksichtigt, so fällt es wohl auf, dass dieselbe sehr klein ist und fragt es sich, ob eine solche Differenz überhaupt beachtenswerth ist. Bedenkt man aber, dass eine so kleine Differenz constant ist, ferner, dass ja das ganze Gewicht der in der Gelatine sich entwickelnden Organismen im Ganzen ein Geringes ist, so leuchtet es von selbst ein, dass man dieser kleinen Ziffer doch bis zu einem gewissen Grade seine

Aufmerksamkeit zuwenden muss. Nach einigen Tagen, nachdem der Gewichtsverlust zum erstenmale constatirt war, zeigte sich eine Zunahme desselben, aber die Differenz zwischen der geimpften Gelatine und der Controlprobe war nicht in dem Masse gestiegen, als in den ersten 48 Stunden.

Es steht zu erwarten, dass der Gewichtsverlust auf Rechnung des einen oder anderen gasförmig ausgeschiedenen Körpers zu stehen kommt, oder, dass es eine Reihe solcher gibt, welche aus der Gelatine beim Leben dieser Mikroorganismen gasförmig entweichen, woraus der Gewichtsverlust resultirt.

Es ist vor Allem angezeigt, mit der Gasanalyse bei der Fortsetzung der Versuche hier einzugreifen, was mir leider wegen des Mangels der nöthigen Hilfsmittel in dieser Richtung vorläufig nicht möglich war. Nur einige Vorversuche seien noch anzuführen, welche es beweisen, dass der Gewichtsverlust aus den gasförmig ausgeschiedenen Stoffen herrührt.

Stellt man eine leere Proberöhre umgekehrt über eine Kalilauge, so wird die Flüssigkeit in der Röhre bis zu einer gewissen Höhe, ungefähr 5—10 Mm., steigen. Es steht diese Erscheinung mit der Absorption der Kohlensäure aus der Luft der Eprouvette im Zusammenhange. Fülle ich zwei Eprouvetten bis zu dem Drittheile ihres Raumes mit Gelatine und nehme darauf Rücksicht, dass sie von ziemlich gleichweitem Durchmesser seien. Impfe ich nun in die eine den Microc. prodigiosus und lasse die andere ungeimpft, so erfährt man bald, dass in beiden nach 1—3 Tagen ein Aufsteigen der Flüssigkeitssäule wahrzunehmen ist. Man muss aber den Versuch unterbrechen, noch bevor man eine deutliche Differenz an der Höhe der Flüssigkeit in der Eprouvette wahrnehmen kann, da die verflüssigende Gelatine in der geimpften Eprouvette abzurinnen beginnt und sich über der Kalilauge ansammelt. Es war daher zweckmässiger, eine sterilisirte Eprouvette mit sterilisirter Gelatine bis nahe zur Hälfte zu füllen und lege artis eine Impfung in dieselbe zu machen. Hierauf wurde die Eprouvette mit einem durchbohrten Propfe verschlossen und eine Vorlage von klarem Kalkwasser, in einer passenden Form aus Glas, durch den durchbohrten Stöpsel, angebracht. — Nach einigen Tagen ward das Kalkwasser getrübt und die entstandene

Trübung besonders auffällig in jener Nähe der Flüssigkeitssäule in der Röhre, welche dem Raume in der Eprouvette näher gelegen war. Es wurde nämlich durch die von der geimpften Gelatine ausgeschiedene Kohlensäure das Kalkwasser früher getrübt, als dies an der entgegengesetzten Stelle, wo die Berührung mit der atmosphärischen Luft der Umgebung gelegen war, statthatte. Auch war stets die Trübung eine viel intensivere an der Berührungsstelle des Kalkwassers mit der Luftschichte über die Eprouvette als an seiner Berührungsfläche mit der atmosphärischen Luft. Es scheint demnach aus diesem Versuche hervorzugehen, dass unter den gasförmigen Producten, welche bei der Entwicklung des M. prodigiosus in der sterilisirten Gelatine gebildet werden, die Kohlensäure kein unwesentlicher Bestandtheil ist.

Viel einfacher und klarer manifestirt sich der Versuch mit dem die Gelatine nicht verflüssigenden Mikroorganismus der blauen Milch. Mit diesem konnte ich den Versuch derart ordnen, dass ich die Eprouvetten mit Gelatine umgekehrt über die Kalilauge durch einige Tage stehen lassen konnte. Parallel mit diesem Versuche waren zwei Eprouvetten aufgestellt, von denen die eine nur Luft und die andere eine sterilisirte, nicht geimpfte Gelatine enthielt. Diese drei Eprouvetten neben einander in senkrechter Richtung mit ihrem Lumen über 10% Kalilauge aufgestellt, so dass die Oeffnung durch die Kalilauge verschlossen ward, ergaben nach einigen Tagen ein Resultat, welches gleichfalls eine grössere Kohlensäureausscheidung während der Entwicklung der Mikroorganismen als Versuchsergebniss anzeigte.

Ein Aufsteigen der Kalilauge in den Proberöhren ward in allen drei Fällen beobachtet. Am höchsten stieg die Flüssigkeitssäule in der mit dem Mikroorganismus geimpften Eprouvette. In dieser war mehr Kohlensäure ausgeschieden vorhanden, als in den beiden anderen Proben. Hier wurden von der Kalilauge mehr die gasförmig ausgeschiedenen Producte absorbirt, welche, nach der angewendeten, absorbirenden Flüssigkeit zu schliessen, Kohlensäure ist, die wahrscheinlich zum guten Theile ein Product des Stoffwechsels der sich entwickelnden und vermehrenden Bacillen ist.

Auffälligerweise zeigte sich auch das Aufsteigen der Flüssigkeitssäule in der Proberöhre, welche mit sterilisirter Nährgelatine

bis zum Dritttheile ihres Volumens gefüllt war. Sie erreichte aber nie die Höhe, wie sie im ersten Falle des Versuches auftrat. Diese war aber, wie es die wiederholt vorgenommenen Versuche lehrten, stets höher als im Controlversuche mit der leeren Eprouvette, wo die absorbirte Luftschichte am kleinsten war.

Demnach geht es aus den angeführten Versuchen hervor, dass in der Röhre mit geimpfter Gelatine die Absorption durch Kalilauge am mächtigsten ist und das Gas, welches absorbirt wird, wahrscheinlich Kohlensäure ist, die aus dem Stoffwechsel der Bacterien in der Gelatine resultirt. Es scheint hierbei allenfalls eine gewisse Veränderung des Nährsubstrates eingeleitet zu werden, welche bei der Vermehrung der Bacterien sich in höherem Grade kundgibt, als es die sterilisirte Gelatine ohne Impfung erkennen lässt. Eine Aufnahme gasförmiger Stoffe bei der Entwicklung und Vermehrung der Mikroorganismen ist nach diesen Versuchen nicht auszuschliessen und dürfte, für den Fall als eine solche stattfindet, das Aufsteigen der Flüssigkeitssäule in der Proberöhre zum Theil auch hierdurch bedingt sein.

Betrachtet man aber hierbei den oben angeführten Gewichtsverlust und das Resultat, welches wir, in der Vorlage mit Kalkwasser gefüllt, beim Versuche mit dem Micrococcus prodigiosus beobachteten, wonach die Trübung des Kalkwassers geradezu auf eine Ausscheidung von Kohlensäure schliessen lässt, so ist das mächtigere Aufsteigen der Kalilauge in die Proberöhre mit geimpfter Gelatine von den ausgeschiedenen Producten abhängig und nur in geringem Maasse auf eine Aufnahme der gasförmigen Bestandtheile der Luftschichte über der Kalilauge in die Proberöhre zurückzuführen.

III.

Zur Lehre über die Entwicklung der Kehlkopfmuskeln.

Von

Dr. G. Strazza aus Monza.

(Aus dem embryologischen Institute des Prof. Schenk in Wien.)

(Hiezu Taf. I, II, III.)

(Am 20. Juni 1888 von der Redaction der Wiener medic. Jahrb. übernommen.)

Die Entwicklungsgeschichte der Muskeln im Allgemeinen hat durch eine Reihe von Jahren eine Erklärungsweise in der verschiedensten Form durchgemacht.

Greift man in die Zeit derjenigen Forscher auf dem Gebiete der Embryologie zurück, wo die Zweiblättertheorie zur Grundlage der Erklärung für den Aufbau des Thierleibes diente, so findet man, dass man die Musculatur und das Nervensystem aus einem gemeinschaftlichen Mutterboden entstehen liess, welcher als animales oder Schleimblatt bezeichnet wurde (v. Baer[1]). Als dann späterhin mit dem Auftreten von Remak die Lehre über die Keimblätter in die Phase der Dreiblättertheorie trat, so wurde bald von Remak aus dem Mesoderm eine Zellenlage, welche sich über den Rücken des Embryos erstreckte, als Muskelplatte bezeichnet, dazu designirt, dass sie sämmtlichen Muskeln als Grundlage zum Aufbaue diene. Es ist somit dem Muskelgewebe eine innerhalb der Grenzen des Mesoderms befindliche, isolirte Zellenanhäufung an-

[1]) v. Baer, Carl Ernst, Entwicklungsgeschichte etc. (Beobachtung und Reflexion.) Königsberg 1820—1834.

gewiesen, welche die Muskelplatte oder, besser gesagt, den peripheren Theil der Urwirbel darstellen soll.

Diese Lehre über die Muskelgenese fand eine Reihe von Anhängern und wurde bald als die allgemein giltige angenommen.

So findet man, dass Kölliker[1]), Balfour[2]) und mehrere Andere dieser Lehre noch in letzterer Zeit sich anschliessen. — Man sah sich, ebenso wie die angeführten Autoren, genöthigt, für eine Reihe von Muskeln eine von der Muskelplatte Remak's vollkommen unabhängige Entstehungsweise der Musculatur anzunehmen. So z. B. sind die Muskeln des Gesichtes, des Halses, der Zunge, des Kehlkopfes nicht mit Sicherheit von allen Autoren als eine Provenienz aus der Muskelplatte anzusehen.

Diese Gebilde sind selbstständig an den betreffenden Organen, wo sie später angetroffen werden, als Muskelgebilde aus dem Mesoderm präformirt, angelegt, ohne dass damit irgendwie ein Nachweis über die Bildungsweise dieser Musculatur geliefert worden wäre. Kaczander[3]) studirte die Bildungsweise der Kaumuskeln und war in der Lage, die gesammte Musculatur, welche den Kauapparat bewegt, in der Entwicklung zu verfolgen, die eine zusammenhängende Muskelmasse vorstellt, welche aus einem und demselben Substrate sich entwickelt, aus dem die umgebenden Bindegewebsmassen hervorgehen.

Die Musculatur ist Anfangs gleich gerichtet und geht in die verschiedenen Richtungen während der späteren Entwicklungsvorgänge am Kopfe und Gesichte auseinander. Constatirt wird dabei, dass die Kaumuskeln Anfangs als eine isolirte Muskelmasse, umgeben von dem embryonalen Bindegewebe gleich einer isolirten Muskelinsel, besteht, ohne dass dabei irgend ein Zusammenhang mit der Muskelplatte existirt.

Der Anschauung Remak's gegenüber steht eine Schilderung der Muskeln in ihrer ersten Anlage, welche dahin geht, dass

---

[1]) Kölliker, Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. Leipzig 1876.

[2]) Balfour, Handbuch der vergleichenden Embryologie von Francis M. Balfour, übers. v. Vetter. Jena 1880.

[3]) Kaczander, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Kaumusculatur. Mitthl. aus d. embryol. Instit. d. Univers. Wien. 1885.

die Muskeln aus den Elementen des Kernes oder Centraltheils der Urwirbel hervorgehen (Schenk[1]), während aus dem peripheren Theile der Urwirbel, das ist der Muskelplatte Remak's nur Züge hervorgehen, welche zwischen die Muskelfasernbündel hinein sich erstrecken, wie dies von Ehrlich[2]) seiner Zeit nachgewiesen wurde. Soweit die Anschauungen über die Muskelanlage im Allgemeinen. Was nun die Entwicklung des Kehlkopfes, besonders seiner Musculatur, betrifft, so liegen uns in letzterer Zeit nur wenige Arbeiten vor, welche sie erschöpfend behandeln. Hervorzuheben ist zunächst die Angabe Kölliker's[3]), welche, wohl kurz gefasst, die Knorpelbildung und die Form der Stimmritze berücksichtigt. Diese ist in einem früheren Stadium, wie dies Roth[4]) zum ersten Male angegeben, dass die einander zugekehrten Epithelialflächen vollständig verklebt sind, und stellt auf dem Querschnitte einen sagittalen Spalt vor, von welchem rückwärts nach rechts und links Ausläufer ziehen. Von einer Bildung der Musculatur im Kehlkopfe wird nicht weiter berichtet.

Gestützt auf der Anschauung, dass bei manchen niederen Wirbelthieren die Kopfhöhlen als Fortsetzung des Coeloms in die Kiemenbögen hineinragen, sehen sich einige Autoren veranlasst, die Wandungen der Fortsetzung der Leibeshöhle als ein bleibendes Materiale für die Musculatur im Gesichte und am Halse zu betrachten (Balfour[5]), Hertwig[6]). Die Elemente der Wandungen bergen in sich das Substrat für die Musculatur, von denen wohl nicht erwiesen ist, ob sie directe Fortsetzungen aus Muskelplatte enthalten. Die Untersuchungen sind diesbezüglich durchgeführt worden bei Elasmobranchern, bei Petromyzon, bei verschiedenen Reptilien, wo Kopfhöhlen geschildert wurden, welche bei diesen

[1]) Schenk, Lehrbuch der vergleichenden Embryologie der Wirbelthiere. Wien 1874.

[2]) Ehrlich, Archiv für mikroskop. Anatomie. Max Schultze.

[3]) Kölliker, l. c.

[4]) Roth, Der Kehldeckel und die Stimmritze im Embryo, nebst einigen Bemerkungen über die Entwicklung der Schleimdrüsen. Mittheil. aus d. embryol. Instit. der Wiener Univers.

[5]) Balfour, l. c.

[6]) Hertwig, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbelthiere 1887.

Thieren sowohl zur Anlage der Muskeln wie zur Anlage der Nerven in gewissen Beziehungen stehen. Ueber die Kehlkopfanlage, über Entwicklungsgeschichte des Kehlkopfes und Kehldeckels liegt uns von Ganghofer[1]) eine ausführliche Mittheilung vor, welche klarlegt, dass das Substrat zum Aufbaue für den Knorpel des Schildknorpels, des Kehldeckels und die Zunge ein gemeinschaftliches ist, und dass alle diese Gebilde im Embryonalleben eine continuirliche Zellenmasse vorstellen. — Diese entspricht der ventralen Vereinigung der Kiemenbögen. Aus ihr gehen sowohl die Knorpel des Kehlkopfes als die der Epiglottis hervor. In diesem in continuo vorliegenden Substrate liegen auch die Elemente, aus denen sich die künftigen Muskeln, von der Zunge angefangen bis inclusive den Kehlkopf, entwickeln. Es sind also in der Vereinigungsmasse der Kiemenbögen ventralwärts nicht nur die Elemente für die Bindesubstanzen, sondern auch für die Muskeln der Zunge, wie auch die des Kehlkopfes zwischen denselben enthalten. Dass zwischen den Muskeln der Zunge und denen des Kehlkopfes ein gewisser genetischer Zusammenhang existirt, wird aus meinen Untersuchungen ersichtlich werden. Sie beziehen sich in unserer Mittheilung nur auf menschliche Embryonen. Von diesen wurden Durchschnitte in verschiedenen Richtungen gemacht und die Abbildungen von denselben in geordneter Weise zusammengestellt. Es wurden hierbei auch an Kaninchenembryonen einige Studien gemacht, deren Ergebnisse vorläufig in unsere Untersuchungen nicht mit einbezogen wurden.

Der jüngste Embryo vom Menschen, welcher mir zur Verfügung stand, mass ungefähr 1·2 bis 1·3 Centimeter in seiner Länge. Hier waren die Kiemenspalten deutlich sichtbar und die einzigen Bögen waren ventralwärts, nachdem sie die seitliche knieförmige Biegung durchmachten, sowohl von beiden Seiten, als auch untereinander mit ihren distalen Fortsätzen vereinigt. In dieser Vereinigungsmasse sind die Gebilde für die Zunge, Zungenbein und Kehlkopf gelegen. Höchstwahrscheinlich dürfte die Stelle des Kehlkopfes mit jenen Theilen im Embryo zusammenfallen, wo die Mundrachenhöhle an den Vorderdarm stösst, also

[1]) Ganghofer, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Kehlkopfes. Schenk, Mittheilungen. 1888.

ungefähr an der Stelle, welche dem Durchbruche der Rachenhaut entspricht. Ich habe von den Abbildungen nicht die ganze Reihenfolge gewählt, sondern nur einzelne Querschnitte abgebildet, welche Bezug auf unsere Mittheilungen haben. In Fig. 1 entspricht *Z* der Zunge an der Vereinigungsstelle des Unterkieferbogens K^3, der an der Ventralfläche des Embryos liegt. *O* entspricht dem Oberkieferbogenfortsatz. In unserer Schnittfläche ist auch noch der zweite Kiemenfortsatz K^2 in seiner Vereinigung mit dem ersten Kiemenbogen zu sehen. Vom ersten Kiemenbogen, beziehungsweise dem dritten von vorne nach hinten gezählt, sind nur zwei rudimentäre Schnitte getroffen. Betrachten wir die Stelle, wo die Zunge in die Mundhöhle hineinragt, so sehen wir ein Substrat von Elementen des Mesoderms, welche von Ectoderm bedeckt sind. Die Elemente der letzteren erstrecken sich, wie das entwicklungsgeschichtlich bekannt ist, in die Mundrachenhöhle. Bei der Formation der Begrenzung der Mundhöhle aus den bedeckenden Elementen der Kiemenbögen, welche durch ihre Bildungsverhältnisse die Mundhöhle begrenzen, kommt es, dass auch an die innere Oberfläche der Mundrachenhöhle die Ectodermgebilde gelangen müssen. Verfolgt man nun an den Querschnitten das Substrat der Zunge und der Elemente, welche um die Zunge herum gelagert sind, so kommt man bei der Betrachtung derselben zu dem Resultate, dass dasselbe Substrat sich über den Zungengrund hinaus bis in die Epiglottis, ja sogar bis in den Kehlkopf hinein als eine continuirliche Verbindungsmasse erstreckt. In diesem Substrate erblickte Ganghofer die Bildungsmasse für die Epiglottis und für Knorpeln des Kehlkopfes. Diese Aussage ist nun dahin zu erweitern, dass auch die zu Muskelfasern sich umgestaltenden Elemente in der Zunge und im Kehlkopfe aus der erwähnten Verbindungsmasse hervorgehen. In dem früheren Stadium, welchem unser Embryo, den wir untersuchen, entspricht, ist eine Differenzirung der Elemente noch nicht zu beobachten, nur, dass dieselbe stellenweise weniger dicht aneinandergefügt ist.

In Fig. 2, einem Durchschnitte aus den tieferen Theilen desselben Embryos innerhalb des Vereinigungsgebietes der Kiemenbögen, liegt der Beginn des Kehldeckels *Kd.* Die an dem Kehldeckel liegende embryonale Gewebsmasse zeigt nach keiner Richtung

einen Structurunterschied von den Fig. 1 entsprechenden Stellen. Es sind lediglich die Elemente der ventralen Vereinigungsmasse der Kiemenbögen. Im Uebrigen sind die Zellen zum Theile dieselbe Fortsetzung wie in Fig. 1. In einer tieferen Region — Fig. 3 — wird das Gebiet der Mundrachenhöhle theilweise mehr umgrenzt und steht in ihr die deutlich eingefügte quergeschnittene Epiglottis *Kd*.

Ausser den bedeckenden cubischen Epithelien, welche die ganze Höhle *M* im Querschnitte bedecken, sind blos hervorzuheben die Einbiegung im Kehldeckel und die stellenweise Rareficirung in den Mesoblastelementen. An diese Durchschnitte reiht sich tiefer ein Querschnitt, wie er in Fig. 4 abgebildet ist. Er liegt in der Höhe der Stimmritze *St*. Die Höhle *M* von Fig. 3 ist in Fig. 4 derart umgestaltet, dass dieselbe mehr in die Quere verzogen ist, und ist das Lumen derselben in sagittaler Richtung ein sehr verengtes geworden. Entsprechend der Stelle, wo wir höher oben die Vertiefung auf dem Durchschnitte durch den Kehldeckel hatten, sehen wir in Fig. 4 einen in sagittaler Richtung von hinten nach vorne ziehenden Spalt, von dem Roth[1]) die Verklebung im früheren Stadium der Entwicklung beschrieben hat. Dieser Spalt, einem Durchschnitte der künftigen Glottis entsprechend, ist mit Epithelialgebilden gefüllt. Um die Epithelialgebilde ist ringsherum ventralaufwärts die Zellenmasse des Mesoderms dichter an einander gelagert in einer ungefähr halbkreuzförmigen Ausdehnung. Die letztere Zellenmasse steht, wie aus der Beobachtung der Reihenfolge der Schnitte hervorgeht, mit den Mesodermgebilden der Zunge in directer Verbindung, und enthält ebenso wie das mesodermale Substrat der Zunge die ineinander gefügten, in Continuität stehenden Embryonalelemente, für die Bindesubstanzen und Musculatur des Kehlkopfes. Man wird demnach bei den Embryonen des Menschen und bei verschiedenen anderen Wirbelthieren stets einen mehr oder weniger gleichen Entwicklungsgang zwischen der Musculatur der Zunge und des Kehlkopfes finden. Diese Uebereinstimmung ist eine Folge des gemeinschaftlichen Substrates der Gesammtmusculatur im Bereiche der Sprachwerkzeuge. Wenn wir jene Mesoderm-

[1]) Roth, l. c.

gebilde, die als Product des Kernes der Urwirbel in der Höhe der Sinnesorgane, des Gehirnes, überhaupt des Kopftheiles des Embryos sich befanden, im Allgemeinen berücksichtigen, so haben wir es in diesem Falle mit den Elementen der Sinnesplatte zu thun, welche in der Höhe der Gehirnblasen eine gemeinschaftlich zusammenhängende Urwirbelmasse vorstellen. Sie ist es, welche den verschiedenen Theilen am Kopfende die Mesoblastelemente, als Grundlage zum Aufbaue, liefern. Auch die halbkreisförmige dichtere Anordnung der Mesodermgebilde um die Stimmritze gehört dem Kopftheile der Urwirbelmasse an.

Wir wollen hier nur noch einen der tiefsten Querschnitte durch den Kehlkopf desselben Embryos schildern, dem dann bald darauf die Trennung in Oesophagus und Trachea folgt. Wir sehen in Fig. 5 die Abbildung des Kehlkopfquerschnittes desselben Embryos tiefer gegen die Trachea, woran die um die Stimmritze entstehenden, dichter aneinander gelagerten Elemente auf ein grösseres Areale aufgebreitet sind. Die Stimmritze beginnt in ihrem vorderen Winkel sich zu eröffnen bei gleichzeitiger Erweiterung der übrigen Höhle des Pharynx *(M)*. Betrachten wir nun die Reihenfolge der Querschnitte durch den Kehlkopf, so weit das Gebiet der miteinander verklebten Wülste reicht, bis zur Höhe des Beginnes der Trachea, und suchen wir die Durchschnitte uns derart aneinander gefügt vorzustellen, dass sie ein Ganzes bieten, so resultirt hieraus eine Vorstellung über die Form des Kehlkopfes im Ganzen. Bei dem Kehlkopfe des Menschen in diesem Stadium ist die Form eine conische, wulstartige, mit abgerundeter Spitze, welche aus zwei Hälften besteht, von denen die Hauptmasse, aus dichten aneinander gefügten Elementen bestehend, nach vorne, beziehungsweise unten halbkreuzförmig ist, während sie nach hinten flach gegen den Pharynx abgegrenzt wird. Die verklebte Stimmritze ist hierbei nach vorne durch Mesodermgebilde abgeschlossen, nach hinten mündet ihr Lumen in das der Pharyngealhöhle. Der Kehlkopf beginnt sich derart zu ändern, dass die dichtgefüllte Masse nach allen Richtungen durch die Vermehrung der Elemente zunimmt, wobei der gegen die Rachenhöhle *M* mündende Spalt der embryonalen Stimmritze seine Verklebung einbüsst, wodurch die beiden Wülste mehr nach hinten auseinander weichen.

In der verdichteten Masse der Wülste des Kehlkopfes des Embryos von circa 1·4 Centimeter Länge beobachtet man auf dem Durchschnitte, dass sich lateralwärts eine Partie von Zellen derart ändert, dass ihr Protoplasma in die Länge gezogen wird und eine deutliche Spindelform annimmt. Diese Zellen zusammengenommen, stellen eine spindelförmig angeordnete Fasermasse — *MS* — dar, welche als die ersten Anfänge einer sich isolirenden Muskelmasse anzusehen ist, die in dem Wulste von aussen und vorne nach innen und hinten zieht. Diese Masse ist als eine der ersten Anlage der Muskeln im Kehlkopfe anzusehen, was aus den Bildern, welche wir in den späteren Stadien erhalten, noch besser constatirt wird.

Die Frage, welchen Muskeln des ausgebildeten Kehlkopfes diese Faserzüge entsprechen, lässt sich in diesem Stadium noch nicht feststellen.

Von den Embryonen des Menschen, die in der Entwicklung weiter vorgerückt sind, belehren uns die Untersuchungen, dass die erste Muskelanlage nicht einem bestimmten Kehlkopfmuskel angehört, sondern nur seitlich einen Faserzug der gesammten Kehlkopfmusculatur repräsentirt. Beim menschlichen Embryo entwickelt sich die Musculatur in der Zunge gleichzeitig mit der des Kehlkopfes und ist in Fig. 7 ein Längsschnitt durch die Zunge desselben Embryos abgebildet, dessen Kehlkopfmusculatur wir näher beschreiben werden. An dieser Zunge ist bereits (Fig. 7) die von dem Septum linguae — *SL* — rechts und links querlaufende Musculatur zu sehen. In dem anderen Schnitte nebenan sind Faserzüge von Muskeln auch nach anderen Richtungen verlaufend vorhanden. Am Kehlkopf desselben menschlichen Embryos von 1·6 Centimeter Länge wollen wir zunächst eine Reihe von Schnitten vom Kopfe gegen das Schwanzende näher betrachten. In Fig. 8 *I* sind die beiden Wülste des embryonalen Kehlkopfes durchschnitten und sieht man den Kehlkopfraum vorne etwas erweitert. Nach hinten ist derselbe gleichfalls weiter und sind die Zellen, welche die einander gegenüber stehenden Flächen verkleben, in diesem Stadium von einander getrennt. Die Muskelfaserzüge — *MS* — ziehen in Form von spindelförmigen Zellen

in dieser Ebene quer über den Kehlkopfraum nach hinten an die entgegengesetzte Hälfte des Kehlkopfes.

Es ist nun das frühere Bündel, wie wir es in Fig. 6 gesehen haben, derart umgestaltet, dass dasselbe in der Circumferenz des Kehlkopfes bogenförmig mit der Convexität nach hinten als ein continuirliches Bündel zieht.

Betrachten wir diese Fasermasse, während wir die künftigen anatomischen Verhältnisse der Musculatur des Kehlkopfes vor Augen halten, so scheint dieses Bündel von Muskeln dem Musc. arytaenoideus proprius (L u s c h k a) seu transversus zu entsprechen. Allein wie uns die folgenden Durchschnitte durch den Kehlkopf desselben Embryos belehren, sind diese Muskeln nicht ausser Zusammenhang mit den übrigen Muskeln des Kehlkopfes, welche theilweise seitlich, theilweise am vorderen Theile des Kehlkopfes liegen. So wie wir das für eine Gruppe der Muskeln seiner Zeit gesehen haben, welche den Kauapparat zusammensetzen (K a c z a n d e r[1]), dass dieselbe ursprünglich im Embryo mit einander zusammenhängen und erst durch die späteren Entwicklungsvorgänge in den Bindesubstanzen von einander getrennt werden, scheint dasselbe auch in der Kehlkopfmusculatur der Fall zu sein, und so entspricht auch das Muskelfaserbündel in Fig. 8 *I* einer Fasermasse von der vollständigen Anlage der Muskeln mit der bezüglichen Bindegewebssubstanz im Kehlkopf. Nur der eine Theil der Muskeln am hinteren Umfang des Kehlkopfes und an dem lateralen Abschnitte desselben ist in dieser Höhe angelegt. — An tieferen Stellen des Kehlkopfes von demselben Embryo wird die Musculatur an dem Durchschnitte auf ein grösseres Areal ausgebreitet. Man sieht um die breiten Durchschnitte der Cartilagines arytaenoideae, welche im Verhältniss zum Kehlkopf ziemlich gross sind, die Musculatur auf ein grösseres Areal ausgedehnt. Die Muskelmasse zieht ringförmig um den Centralraum des Kehlkopfes, und man sieht hier deutlich die Muskelmasse *MS* = Fig. 8 *II* der Circumferenz in die seitlich von den Cartilagines arytaenoideae befindlichen Muskelmassen übergehen. Diese seitlich befindliche Muskelmasse stellt uns den Musc. thyreoarytaenoideus und cricoarytaenoideus = Thyar vor.

[1]) l. c.

Diese nun geschilderte Muskelpartie ist mit demjenigen Muskel, welchen wir in Fig. 8 *I* kennen gelernt haben, eine continuirlich zusammenhängende Muskelmasse, welche bogenförmig um die Cartilagines arytaenoid. herum angeordnet sind. Diese Anordnung setzt sich in Fig. 8 *III* auf der einen Seite deutlich zwischen dem Schildknorpel und dem Kehlkopfraume fort, ist weiter und tiefer ausgebreitet und liegt nach innen von der Cartilago thyreoidea, von der ein Stück, seitlich schwach bogenförmig gekrümmt, auf dem Durchschnitte zu sehen ist. Tiefer in der Höhe der Cartilago cricoidea — Fig. 8 *IV* — ist der Muskelbogen nach hinten am Umfange des Kehlkopfes nicht mehr zu sehen, dagegen zieht die Musculatur in der Richtung von der Seite nach vorne gegen die vordere Circumferenz des Kehlkopfes. Diese Muskelmasse, welche, wie die in Reihen folgenden Querschnitte zeigen, mit den früheren Muskeln des Kehlkopfes zusammenhängt, schliesst den Muskelbogen bis auf einen kleinen Rest ab. Dieser Rest, wo sich kein Muskel befindet, entspricht genau dem mittleren Areale der Ventralfläche des Kehlkopfes. Wir sehen nun von der Reihenfolge der Schnitte von Fig. 8 *I* bis Fig. 8 *IV*, dass die Muskeln des Kehlkopfes in Form eines Bogens angelegt sind, die aus den Mesodermelementen hervorgegangen. Dieser Bogen liegt nicht in einer und derselben Horizontalebene des Kehlkopfes, sondern er zieht sich von hinten und oben nach vorne und unten, so dass der Musc. transversus höher zu liegen kommt als die Crico- und Thyreo-Arytaenoidei laterales und der Cricothyreoid. anterior. — Es ist in diesem Stadium der Entwicklung kaum daran zu denken, dass die Muskeln des Kehlkopfes irgend wie in Action treten können, denn dieselben besitzen noch nicht die ausgebildete Structur, welche wir bei den sich bewegenden Muskeln vorfinden. Ausserdem ist zwischen den Muskelfasermassen soviel embryonales Bindegewebe, welches verhältnissmässig sehr weich ist, so dass das Protoplasma der Zellen durch eine noch so geringe Muskelaction gestört werden könnte. Wenn wir aber aus der Anordnung der Muskelfasern irgend einen Rückschluss auf die Action der zuerst angelegten Muskeln im Kehlkopfe uns erlauben dürfen, so ist hier die einfache Anordnung eines Larynxconstrictors, wie er bei niederen Classen der Wirbelthiere vor-

kommt (Dubois[1]). — Der Constrictor laryngis ist durch die spätere Einschiebung von Bindesubstanz mehr weniger unterbrochen und sind ferner die Ansatzstellen der Muskeln durch die Wachsthumsverhältnisse der Knorpeln einander gegenüber nicht in demselben Lagenverhältnisse wie bei dem weiter ausgebildeten Kehlkopfe des späteren Stadiums und des Erwachsenen, wodurch man dem Verhältnisse des ausgebildeten Kehlkopfes näher kommt. — Einen Theil dieser späteren Ausbildung entnehmen wir aus Fig. 8 *IV*, einem Durchschnitte des Embryos in der Höhe der Cartilago cricoidea *CR*. An dem Kehlkopfraume beobachten wir nach hinten einen schmalen Vorsprung *E*, neben einer Erweiterung, welche sowohl nach vorne, wie nach hinten zu beobachten ist. In der Mitte liegen die einander gegenüberstehenden Flächen der Innenwand des Larynx an. Die Cartilago cricoidea ist ziemlich dickwandig, um ihr herum liegen die verschiedenen Muskelfaserzüge, von welchen die Hauptmasse circulär läuft. Ein Bündel von Muskeln Cr., ar., p. ist durch Zwischengewebe *zv* isolirt. Dieses Bündel zeigt bereits eine schwache Aenderung in seiner Richtung. Ich bezeichne diesen Muskel als den Crico-arytaenoideus posticus, während ein Theil der Faserzüge am vorderen Umfange einem Theile der Circulärmuskel angehört, welcher dem Thyro-cricoideus entspricht.

Die Pharynxmusculatur, besonders die Circulärfasernmusculatur, zieht, wie in Fig. 9 zu sehen, vom Pharynx in die Circulärmusculatur des Kehlkopfes über. Fürbringer kennt in der vergleichenden Anatomie einen ähnlichen Zusammenhang des Constrictor pharyngis mit dem Constrictor des Larynx bei einer Reihe von Thieren (Placentaren). Er benennt dieses Muskelsystem mit dem Namen Sphincter pharyngo-laryngeus s. externus. Aus dem Angeführten geht hervor, dass die Musculatur des Kehlkopfes bei menschlichen Embryonen von 1·6 Centimeter Länge bereits angelegt ist, so dass man dieselbe in einer innigen Vereinigung mit einander findet. Die ersten Anfänge der Muskeln des Kehlkopfes sind von der Entwicklung der Stammesmusculatur unabhängig. — Sie sind selbstständig in ihrer Anlage und hängen mit den

[1]) Dubois, Zur Morphologie des Larynx. Anat. Anzeiger. 1. Jgg. 1886.

Mesodermgebilden der Zunge des Embryos innig zusammen, so dass die erste Anlage der Musculatur der Zunge und des Kehlkopfes eine gemeinsame ist. In dem ersten Stadium liegt diese Masse im Gebiete der Ventralvereinigung der Kiemenbogen, im späteren Stadium der Entwicklung kommt sowohl die Musculatur als die Knorpeln des Kehlkopfes durch die Entwicklung der Zwischengewebe auseinander.

Die angelegte Musculatur repräsentirt einen gemeinschaftlichen Circulärmuskel, der dem Constrictor laryngis bei niederen Wirbelthieren entspricht. Die späteren Entwicklungsvorgänge im Kehlkopfe des menschlichen Embryos führen zur Sonderung der übrigen Theile, welche bei menschlichen Embryonen von 2·2 Centimeter Länge bereits deutlich ausgebildet sind.

In den von uns verfolgten Entwicklungsstadien des Kehlkopfes menschlicher Embryonen ist der Arytaenoideus internus noch nicht zu sehen gewesen. Seine Provenienz scheint möglicher Weise eine ähnliche wie die der anderen Kehlkopfmuskeln, aus dem gemeinschaftlichen Constrictor, zu sein.

Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1. (Tafel I.) Durchschnitt eines Embryos in der Höhe der Zunge vom Menschen. 1·2 bis 1·3 Centimeter lang.

Fig. 2. (Tafel I.) Durchschnitt desselben Embryos in einer weiter vom Kopfende liegenden Ebene als Fig. 1.

Fig. 3. (Tafel I.) Durchschnitt desselben Embryos durch die Epiglottis.

Fig. 4. (Tafel II.) Durchschnitt desselben Embryos in der Höhe der Stimmritze.

Fig. 5. (Tafel II.) Tieferer Schnitt desselben Embryos durch die Stimmritze.

Fig. 6. (Tafel I.) Durchschnitt durch den Kehlkopf eines Embryos vom Menschen, circa 1·4 Centimeter lang.

Fig. 7. (Tafel II.) Muskeln in der Zunge eines Embryos von 1·6 Centimeter Länge.

Fig. 8. (Tafel III.) *I—IV* Durchschnitte durch den Kehlkopf eines 1·6 Centimeter langen menschlichen Embryos der Reihenfolge von oben nach unten.

Fig. 9. (Tafel III.) Querschnitt zur Beobachtung des Zusammenhanges der Pharynx- und Larynxmusculatur.

IV.

Ueber das Verhalten der Zellen der Riechschleimhaut bei Hühnerembryonen früher Stadien.

Von

Dr. Ferruccio Putelli aus Venedig.

(Aus dem Laboratorium des Prof. Schenk in Wien.)

(Am 16. Juli 1888 von der Redaction der Wiener medic. Jahrb. übernommen.)

Bei der Betrachtung der auskleidenden Elemente der Regio olfactoria in den verschiedenen Entwickelungsstadien des Hühnerembryos ergaben sich einige Beobachtungen, welche geeignet sind, in der Frage über die physiologische Bedeutung der verschiedenen Formelemente in der Riechschleimhaut manche Aufklärungen zu bieten.

So lange man im Ectoderm keine Unterschiede in der Form der Elemente wahrnehmen kann, es mögen dieselben einem Antheile der Sinnesorgane oder den die Hautoberfläche bedeckenden Zellen angehören, werden auch die Gebilde, welche das Geruchsorgan zusammensetzen, keine Unterschiede in der Form erkennen lassen. Tritt aber die circumscripte Verdickung und Vertiefung entsprechend dem Geruchsorgane auf, so ist zu beobachten, dass die Zellen am Rande des Geruchgrübchens mehr flach sind und von hier aus allmälig gegen die tiefste Stelle des Grübchens sich

erheben. Ist dasselbe vollständiger ausgebildet, dann ist der grösste Theil des Grübchens mit hohen cylindrischen Zellen ausgekleidet. Diese besitzen einen deutlichen Kern und grenzen mit ihrem sich nach innen schwach verengenden Protoplasma an die mesodermatische Unterlage.

Nun behalten auch in den späteren Stadien die Zellen ihre ursprüngliche Form bei, und wenn aus dem einfachen Grübchen durch die Wachsthumsvorgänge des mesodermatischen Bildungsmateriales die späteren Formen der Nasenhöhle zur Ausbildung gelangen, zeigen die Epithelien, als auskleidende Elemente in der Gegend der Regio olfactoria, eine auffällige Höhe gegenüber denen, die der Regio respiratoria angehören. Diese sind auffällig niedrig und bilden stellenweise nur eine cubische Epithelform.

In dem Gebiete der höheren Cylinderepithelien beobachtet man an Durchschnitten von Embryonen bereits vom sechsten bis siebenten Tage der Entwickelung eine Eigenthümlichkeit der Formelemente, welche geeignet ist, als Anfang der Bildung von einer zweiten Art von Zellenformen in der Riechschleimhaut angesehen zu werden. Es sind diese Formen wohl keine solchen, welche genau den sogenannten Riechzellen entsprechen, sondern vielmehr daran erinnern, was in letzterer Zeit von Kaufmann und Lustig als Uebergangsformen beschrieben wurde. Es sind dies Zellenformen, welche beim Hühnerembryo in der Tiefe der Nasenhöhle zwischen den höheren Cylinderzellen eingelagert sind.

Der Bau der einzelnen Cylinderzellen der Riechschleimhaut im vorgerückten Stadium, ungefähr am siebenten bis achten Tage der Entwickelung, ist derart, dass ihr Protoplasma feinkörnig ist und eine schwächere Attractionsfähigkeit gegenüber von Farbstoffen, besonders gegenüber dem Carmin, besitzt, als der Kern. Ferner läuft die Zelle gegen die mesodermatische Unterlage mehr weniger conisch aus, ohne noch das lange fadenförmige Ende zu besitzen, wie das an der ausgebildeten Schleimhaut bei den fraglichen Zellen zu beobachten ist.

Die Uebergangsformen liegen zwischen den eben geschilderten Elementen und unterscheiden sich von diesen in erster Linie dadurch, dass sie eine intensivere Aufnahme von Farbstoffen eigen haben.

Diese bezieht sich nicht nur auf das Protoplasma, sondern auch auf den Kern der Zelle. Das Protoplasma ist von derselben Höhe, wie das der Cylinderzellen, nur auffällig dünner, so dass dieselben als dünne dunkler gefärbte (carmin) Stäbe zwischen den lichteren breiteren Cylinderzellen liegen.

Ferner ist bei den dunkleren Zellen noch ein auffällig kleiner Kern vorhanden, der dadurch, dass er gleichfalls stark tingirt erscheint, nur bei genauer Einstellung in der Zelle sichtbar wird. Es sind demnach in der Regio olfactoria des Hühnerembryos zur Zeit der Entwickelung, wo die Nasenhöhlen vergrössert mit den Anlagen der Conchae narium und dem bereits knorpelig vorgebildeten Septum narium angelegt sind, in der Region der höheren Epithelbekleidung zwei verschiedene Epithelformen. Zu Anfang der Anlage des Geruchsorgans waren bei derselben Behandlungsweise, bei der Anwendung von doppelt chromsaurem Kali, verdünnter Chromsäure, der Kleineberg'schen Flüssigkeit, der Ueberosmiumsäure, kein Unterschied an den Zellformen zu erkennen. Dieser gab sich erst kund in den späteren Entwickelungsstadien und war beim Hühnerembryo am siebenten Tage der Entwickelung deutlich zu erkennen.

Es scheint demnach nur möglich zu sein, dass die Zellen, welche die Regio olfactoria auskleiden, im Anfange der Entwickelung noch nicht die Fähigkeit besitzen, eine derartige Aenderung ihrer Form zu zeigen; es sei, dass dieselbe von dem Einflusse der Reagentien abhängig wäre oder, dass etwa ein solcher Unterschied in der Formbildung unabhängig von den angewandten Reagentien durchgeführt worden wäre.

Eine solche Formänderung in späteren Stadien der Entwickelung lässt es aber zu, annehmen zu können, dass im Protoplasma während der Entwickelung eine Aenderung seiner Beschaffenheit durchgeführt wird, vermöge welcher ein Theil des Protoplasmas vielleicht aus der Zelle austritt und der Zellleib dadurch ein dünnerer wird.

Für diese Annahme sind wohl bei den frühen Entwickelungsstadien an ganz frischen Zupfpräparaten aus der Schleimhaut keine Beobachtungsobjecte leicht zu erlangen, da ja ein Zupfpräparat der Riechschleimhaut des siebenten Entwickelungs-

tages kaum zu erhalten ist. Dagegen beobachtet man an Durchschnitten von in verschiedenen Reagentien gehärteten Embryonen, dass auf der Oberfläche des höheren Epithels des Geruchsorgans auf weiteren Strecken eine feinkörnige, im Gerinnsel steckende Masse ausgebreitet ist. Diese scheint doch nur ein Product der die Riechschleimhaut auskleidenden Zellen zu sein, welche, sei es unter dem Einflusse der Reagentien, sei es vielleicht schon an den frischen Zellen, einen Theil ihres Zellinhaltes auf die freie Oberfläche abgibt und dadurch gleichsam eine der frühesten Arten der Ausscheidungsproducte der Zellen einer Schleimhaut zur Beobachtung gelangt. Die Zellen, welche auf diese Weise einen Theil ihres Inhaltes abgeben, werden dadurch ein dünneres Protoplasma bekommen, als die ihnen nahestehenden unveränderten Cylinderepithelien.

Hieraus resultirt es, dass man in der Schleimhaut des Geruchsorgans des Hühnerembryos zweierlei Zellformen zu beobachten bekommt.

Die zweite Art der Zellen mit dünnerem Protoplasma entspricht aber nicht den eigentlichen Riechzellen des erwachsenen Thieres, sondern den Uebergangsformen zwischen beiden Zellenarten der Riechschleimhaut, wie dieselbe in letzterer Zeit von verschiedenen Autoren beschrieben wurden.

In diesem Vorgange in den Zellen der Riechschleimhaut liegt eine Art der Secretion, wie dieselbe wahrscheinlich auch an anderen Schleimhautpartien des Embryos zu beobachten sein dürfte. Einen Secretionsvorgang hier zu erkennen, ist man durch die vor Jahren von F. E. Schultze gemachte Angabe über die Entstehung der Becherzellen bestärkt, vermöge welcher eine Zelle durch die Abgabe ihres Inhaltes als Drüse functioniren kann und in die Reihe der einzelligen Drüsen tritt,

V.

Ueber embryonale Zelltheilung.

Von

Emil Schwarz, cand. med.

(Aus dem embryologischen Institute der k. k. Universität Wien.)

(Hierzu Tafel X.)

(Am 13. September 1888 von der Redaction der Wiener medic. Jahrb. übernommen.)

Es mag wohl gewagt erscheinen, mit Studien über Zelltheilung an solchen Objecten hervorzutreten, denen alle Autoren, die über diese Erscheinungen gearbeitet haben, die geringste Eignung zur Erforschung der Kerntheilung, dieses wichtigsten Factors, zuschreiben. Allein, wenn auch bei dem jetzigen Standpunkte unserer Kenntnisse die Beobachtung der indirecten Theilung zur Bestätigung ihres allgemeinen Vorkommens überflüssig erscheint; wenn auch seit Entdeckung der Karyokinese (Mitose) bekannt ist, dass die Eifurchung ein karyokinetischer Process sei, so ist es doch ausser Zweifel, dass die Erscheinungen der kinetischen Zelltheilung nicht überall die gleichen seien. Carnoy[1]) hat in einer umfangreichen Arbeit nachzuweisen versucht, dass es überhaupt keine wesentlichen, also typischen Erscheinungen bei dem Processe der Zelltheilung gebe, sondern dass die Erscheinungen grundsätzlich verschieden sein könnten. Nicht so weit gehen die übrigen Autoren, welche aber alle dahin übereinstimmen, dass der

[1]) Carnoy, La cytodiérèse chez les arthropodes in La cellule. Recueil de citologie et d'histologie générale publié par J. B. Carnoy, S. Gilson et J. Denys. Lierre et Gand 1885, Tom. I, Facs. II, pag. 191—440.

Process nach der Zellenart variire, dass Zahl, Form und Massenverhältnisse der einzelnen Formelemente des sich theilenden Kerns verschieden sein können, dass sich auch die einzelnen Actionen und Metamorphosen der Formelemente bei einer Art von Zellen anders verhalten als bei einer andern.

Da wir weder über die Bedeutung der Formelemente, noch der von ihnen durchgemachten Metamorphosen irgend etwas wissen, so sind durch die Mannigfaltigkeit der Theilung bei den verschiedenen Zellen die bedeutsamsten und die eigentlich wirksamen Kräfte unserer Erkenntniss entrückt. Wir können nämlich nicht sagen, was eigentlich die Regel, d. h. der einfachste Modus sei, was die Ausnahmen seien, weil wir eben keinen Einblick in den Theilungsmechanismus haben. Wir können uns freilich, wenn wir auf inductivem Wege vorgehen, die constanten, überall vorkommenden Erscheinungen als typische abstrahiren. Bis jetzt aber ist als einzige nicht bestrittene allgemeine Thatsache blos die Trennung des Kernes in seine zwei geformten Substanzen, chromatische und achromatische, constatirt. Alles Uebrige wird von Einem der Autoren geleugnet, von Andern behauptet, wird an einem Objecte gesehen, fehlt aber am andern. Es ist klar, dass es noch sehr vieler Beobachtungen bedarf, um über das Wesen der Zelltheilung in's klare zu kommen, um den Typus der Zelltheilung aufstellen zu können. Der inductive Weg ist besonders hier ein recht langwieriger, schwieriger. Und besonders die Art und Weise, wie er verfolgt wird, macht ihn für Erreichung des Endziels noch länger und beschwerlicher. Die ganze Gruppe der Forscher, die sich mit Zelltheilung beschäftigen, wenden sich immer und immer an die Amphibienepithelien, nur hie und da unternehmen sie einen Seitensprung zu einer anderen Zellenart. Ich will hiermit absolut nicht den Vorwurf involviren, als ob sie auf ausgetretenen Bahnen wandeln würden. Im Gegentheile, dieser Weg ist dornenvoll genug, erfordert unendlichen Fleiss und Geduld und ist auch immer noch lohnend gewesen, hat uns noch immer neue Quellen der Erkenntniss eröffnet. Allein, wo liegt bei einer solchen Behandlung des Gegenstandes die Gewähr, dass alle gemachten Beobachtungen verallgemeinert werden dürften? Die Epithelzellen, wenn auch verschiedener Thierspecies, stehen sich untereinander entschieden

näher als den Bindegewebskörperchen derselben Species. Es sind, wie bemerkt, auch Studien an verschiedenen Zellenarten gemacht worden, Unterschiede hervorgehoben worden. Nichtsdestoweniger ist bei fast allen diesen Arbeiten eine gewisse Tendenz zu bemerken, Alles auf die Erscheinungen der Karyokinese bei Amphibienepithelien zurückzuführen, als ob diese die wahren rein typischen Repräsentanten wären. Wo es nur halbwegs angeht, werden die Erscheinungen in dieses Schema gezwungen und wo es nicht mehr angeht, nun, dann hilft man sich einfach dadurch, dass man diese widerspenstigen Erscheinungen für Kunstproducte erklärt und nun stimmt Alles vortrefflich. Wo die Logik nicht mehr helfen will, helfen eben die Reagentien. Und was ist das Resultat? Dass viele Momente, die bei der Amphibienepithelzelle nicht sehr auffallen oder doch hinter andere Erscheinungen mehr zurücktreten, theils des Objectes wegen nicht genau verfolgt werden konnten, theils unterschätzt und vernachlässigt wurden. Die Amphibienepithelzelle ist vielleicht das klarste, durchsichtigste Object für die Karyokinese, aber ist jede Erscheinung an denselben, ausser der Zahl der Chromatinschleifen, eine bei allen Zellenarten durchgreifende? Mir scheint es nicht so zu sein.

Es ist ja ganz gewiss, dass der Wechsel der Zelltheilungserscheinungen im Wechsel des Baues und der Eigenschaften der Zelle und des Kernes begründet ist und, da diese mit der Function und morphologischen Bedeutung der Zellen variiren, auch mit dem Functionswechsel zusammenhängt. Je mehr die Zellen sich differenziren, desto mehr werden die Zelltheilungserscheinungen variiren, desto mehr sich von dem ursprünglichen Modus entfernen. Wenn wir morphologisch und physiologisch indifferente Zellen hätten und an ihnen die Zelltheilungsvorgänge verfolgen würden, so wären die hier zu beobachtenden Erscheinungen ungleich wichtiger für uns als die an anderen Zellen gemachten Befunde. Was sind aber solche indifferente Zellen und wo kommen sie vor? Offenbar sind es blos jene Zellen, welche nur die Fundamentalfunctionen, Ernährung und Fortpflanzung, zu besorgen haben. Jede andere Thätigkeit erfordert schon eine specielle Organisirung gegenüber Zellen ohne dieselbe. Ich muss aus diesem Grunde die Protisten, selbst die einfachen Amöben ausschliessen, weil

sie sämmtlich active Beweglichkeit, actives, willkürliches Suchen und Aufnehmen von Nahrung zeigen. Wo sind aber bei den Metazoen solche indifferente Zellen zu finden? Offenbar dort, wo noch keine Arbeitstheilung, keine morphologischen Sondercharaktere vorhanden sind. Dies ist aber nur bei den Furchungskugeln, d. h. den Zellen vom Momente der vollzogenen Befruchtung des Eies, bis zur ersten Anlage der Keimblätter, d. h. bis zum Beginne der Gastrulation der Fall. Die einzigen Thätigkeiten, welche diesen Zellen obliegen, sind Assimilation der endosmotisch aufgenommenen Nahrung und Theilung, d. h. Fortpflanzung. Hier ist also das Object, wo, frei von jeder specifischen Beeinflussung, die Zelltheilung als Fundamentalprocess rein vor uns liegt. Wenn sich auch nicht entscheiden lässt, was an den Vorgängen palingenetisch, was caenogenetisch ist, so sind wir hier gewiss zu einer allgemeineren Beurtheilung des Zelltheilungsprocesses fähig, denn von den Furchungskugeln aus nehmen alle Gewebe ihren Ursprung, differenziren sich die einzelnen Zellenarten heraus. Von hier aus nehmen alle verschiedenen karyokinetischen Processe ihren Ausgangspunkt. Hier können wir viel eher die Elemente zu einer allgemeinen Morphologie und Ontogenie der Zelle finden als bei irgend welcher anderen Zellengattung. Geradeso wie wir zum wahren Verständnisse des vollendeten Wirbelthieres erst durch genaue Beobachtung der Entwicklung niederer Organismen und seiner selbst kommen konnten, gerade so steht es mit dem Verständnisse des Baues der Zelle. Die Zelltheilung ist ja nichts anderes als die Ontogenie zweier Zellen. In scharfen Zügen wird uns hier Zerlegung und Aufbau dieses Elementarorganismus vorgeführt. Die Zelltheilung in ihrer Urform, die Theilung der noch nicht differenzirten Embryonalzellen führt uns dies um so einfacher vor Augen.

Aus diesen Gründen sehe ich mich veranlasst, die folgenden Beobachtungen zu veröffentlichen. Denn, wenn sie auch in vielen Punkten nichts Neues bringen, so glaube ich durch Bestätigung anderweitiger Befunde an den Furchungszellen, etwas zu dem Werthe dieser gemeinsamen Erscheinungen beizutragen, indem wir sie als zum einfachsten Modus der indirecten Theilung gehörig erkannt haben.

Meine Untersuchungen machte ich an Keimscheiben der Bachforelle von einem Stadium mit 16 Zellen bis zum Momente, wo am zukünftigen Hinterende des Embryos die erste Einsenkung, d. i. Beginn der Gastrulaeinstülpung, zu bemerken ist. Die Eier wurden mit Flemming's Chrom-Osmium-Essigsäure-Gemisch fixirt, in Alkohol nachgehärtet und mit einer verdünnten Hämatoxylinlösung gefärbt. Die Farbstofflösung habe ich mir dadurch hergestellt, dass ich aus Monate lang gestandener, schon Flocken ausscheidender Grenacher'scher Hämatoxylinlösung mit etwas überschüssigem Ammoniak einen Theil des Farbstoffes ausfällte, filtrirte und das Filtrat mit dem gleichen Volumen destillirten Wassers verdünnte. Ich erhielt so eine vollkommen klare, von jedem Sedimente freie Lösung mit noch bedeutendem Färbungsvermögen. Die chromatischen Elemente zeigten sich alle in hellblauer Färbung, während mit Ausnahme der frühen Stadien das Zellprotoplasma fast farblos blieb.

Ich habe schon früher angedeutet, dass, so mächtig und ausgreifend die Literatur über Amphibienzellen ist, so geringfügig sind im Vergleiche die Angaben über anderweitige Zellen. Und besonders sind die Embryonalzellen von allen Autoren sehr stiefmütterlich behandelt worden. Ich meine dies nicht in Bezug auf die Zahl der Angaben über embryonale Zellen, sondern in Bezug auf das Angegebene. Die meisten Angaben beschränken sich nämlich darauf, die Karyokinese als vorhanden zu constatiren oder ihr Vorhandensein zur Bestimmung der Wachsthumsrichtungen und Wachsthumsenergien auszunützen. Eigentliche Studien über den Process der Theilung fand ich bei Schneider[2]), Fol[3]), O. Hertwig[4]), Selenka[5]), Flemming[6]) und mehreren

[2]) Schneider, Untersuchungen über Platyhelminthen. Jahrb. d. oberhess. Ges. f. Nat. u. Heilk. 1873.

[3]) H. Fol, Recherches sur la fécondation et le commencement de l'hénogenie chez divers animaux. Mémoires de la société de physiologie et d'histoires naturelles de Génève. XXVI. 1879.

[4]) O. Hertwig, Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des Eies. Morph. Jahrb. Bd. I, III, IV.

[5]) E. Selenka, Zoologische Untersuchungen. Leipzig 1878.

[6]) W. Flemming, Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen. III. Arch. f. mikr. Anat. XV.

Anderen über Eier Wirbelloser. Noch spärlicher sind die Arbeiten, die sich mit dem Theilungsprocesse in Wirbelthierkeimen beschäftigen. — Ich finde hierüber Berichte von O. Hertwig[7]), Henneguy[8]), Bellonci[9]), Rauber[10]) und Janošik[11]). — Namentlich waren Rauber's und Henneguy's Arbeiten für mich von Belang, weil selbe ebenfalls an Salmonideneiern gemacht wurden. Ich will mich hier nicht über die ganze Literatur über Furchungskugeln und deren Theilung verbreiten, da dies im Missverhältnisse zu dem geringen Umfange vorliegender Arbeit stehen würde, sondern will nur auf die wesentlichsten und wichtigsten Angaben eingehen.

Die ältesten Angaben, die ich überhaupt auf indirecte Theilung bei Wirbelthiereiern beziehen kann, finde ich in einer Arbeit von S. L. Schenk[12]) über die Entwicklung von Serpula. Hier wird nämlich eine radiale Strahlung am Ei dieses Wurmes beschrieben und dieselbe Beobachtung als an Furchungskugeln der Salmonideneier gemacht, erwähnt. Wenn auch die l. c. gegebene Deutung dieser Strahlung als Kern mit strahligen Ausläufern nicht dem jetzigen Stande unserer Kenntnisse entspricht, so ist doch nach der Beschreibung des ganzen Vorganges sicher, dass Schenk die jetzt als erste Theilungserscheinungen bekannten Polradien der Zellsubstanz gesehen hat. O. Hertwig[4]) und Flemming[6]) beobachteten dieselbe Strahlung am Eie der Echinodermen, sowohl während als nach der Befruchtung, berücksichtigen aber schon deren Zusammenhang mit der Zelltheilung. Am Wirbelthierei sind die wichtigsten Angaben über dieses Phä-

[7]) O. Hertwig, Welchen Einfluss übt die Schwerkraft auf die Theilung der Zellen? Jena 1888.

[8]) Henneguy, Division des cellules embryonaires chez les Vertébrés. Comptes rendus. 1882.

[9]) Bellonci, Intorno alla cariocinesi nella segmentazione del' ovo di Axolotl Unolatt. Atti delle R. Academia dei Lincei. XIX. Serie, III. Jahrg. 281.

[10]) Rauber, Neue Grundlegungen zur Kenntniss der Zelle. Morphol. Jahrb. 1882.

[11]) Janošik, Partielle Furchung bei den Knochenfischen. Arch. f. mikr. Anat. XXIV, pag. 472 ff.

[12]) S. L. Schenk, Entwicklungsvorgänge am Eichen von Serpula nach der künstlichen Befruchtung. K. Akad. d. Wiss. LXX. III. Abth. Wien 1874.

nomen bei Henneguy[8]), welcher die Strahlung als unipolar in ihrer Anlage beschreibt. Erst später soll durch Streckung der Kernaxe die Strahlung in eine ellipsoidische umgewandelt werden, welche sich dann bipolar anordnet.

Ueber die Theilungserscheinungen des Kernes berichtet Flemming sehr genau in seinen Studien über die Furchung des Echinodermeneies. Das Kerngerüst — Chromatingerüst — zerfällt in Fadenstücke, dies ist das Stadium des segmentirten Knäuels. Hierauf tritt zugleich mit der äquatorialen Anordnung der chromatischen Elemente die Kernspindel hervor. Dies entspricht der Sternform des Mutterkerns, der Kernplatte, die Chromatinschleifen sind gut ausgebildet, jedoch soll es nach diesem Autor nicht zu vollkommener Ausbildung des Sternes kommen. Ferner beschreibt Flemming[6]) beim Auseinanderrücken der Schleifen eine Zweitheilung derselben am Winkel, wodurch die Chromatingebilde Stäbchen werden. Henneguy[8]) spricht ebenfalls von den stäbchen- bis kommaförmigen Chromatingebilden. Diese sollen an den Polen mit ihren polaren Enden untereinander verschmelzen und so eine kammförmige Figur bilden. — Nach Flemming[13]) soll dies nicht der Fall sein. Der Uebergang der Tochtersterne zum Ruhestadium geschieht nach Flemming durch Bilden eines Tochterknäuels. Dann erst sollen sich die Schleifen untereinander zu einem Kernfaden verbinden und zum Gerüst übergehen. Henneguy[8]) beschreibt den Process nicht näher, erwähnt aber, dass das Gerüst des Kernes erst nach und nach sichtbar wird. Nach Rauber[10]) sollen die Tochterkerne nicht durch directe Verschmelzung der Chromatinfäden in den Ruhezustand übergehen, sondern jede einzelne verwandelt sich erst in ein bläschenartiges Gebilde um, welche dann nachträglich mit einander verschmelzen. Aehnliches berichten Strasburger[14]) und Janošik.[11]) Die achromatische Figur erklärt Henneguy[8]) im Gegensatz zu Flemming[13]) als ein Product der Zellsubstanz. Die Zellstrahlung soll nämlich durch den Pol hindurch in den Kern hineinwachsen. Ueber die Polkörperchen berichtet Rauber[10]), welcher an den Polen auch eigenthümliche Differenzirungen unter-

[13]) W. Flemming, Zellsubstanz, Zellkern und Zelltheilung. Leipzig 1882.

[14]) Strasburger, Zellbildung und Zelltheilung. Jena 1875, pag. 338.

scheidet und gleichsam eine präformirte Lagerstätte für die Kernsubstanz daselbst vermuthet.

Wie man sieht, herrschen fundamentale Gegensätze zwischen den Beobachtungen über die ersten und letzten Phasen der Zelltheilung. Ich habe zunächst mein Hauptaugenmerk auf die Untersuchung dieser beiden Momente gewandt und bin in Bezug auf die Polradien — oder wie sie noch genannt werden — Zellasteren sofort in's Klare gekommen. Ich sehe nämlich constant als erste Erscheinung im Zellprotoplasma das Auftreten eines Amphiasters im Sinne Flemming's.[18]) An Zellen, welche mit ihrer Theilungsaxe, d. i. der Verbindungslinie der Pole, parallel dem Objectträger liegen, ist dies auf den ersten Blick zu constatiren. Man sieht den Kern in vollkommenem Ruhezustande und zu beiden Seiten desselben die beiden Pole. Von der bei Henneguy erwähnten, diese bipolare Anordnung bedingenden axialen Verlängerung des Kernes ist absolut nichts zu sehen (Fig. III).

Schwieriger ist die Entscheidung in anderen Fällen zu treffen. Steht die Axe schief auf der Ebene des Gesichtsfeldes, so erhält man allerdings den Eindruck einer unipolaren Strahlung, indem die von dem einen Pol ausgehenden Strahlen die entgegengesetzten verdecken. Aber an gut fixirten Objecten kann man sich in den meisten Fällen durch verschiedene Einstellung von der bipolaren Anordnung überzeugen. Ist nämlich die Lage der Axe nicht gar zu weit von der Horizontalen verschieden, so kann man das zweite Polkörperchen in's Gesichtsfeld bekommen. Aber auch wenn dies nicht möglich ist, bin ich auf folgende Weise zum Schlusse gekommen. Ich stelle auf die deutlich sichtbare Strahlung oberhalb des Kernes, also auf die in der zwischen Kern und Auge gelegenen Hälfte der Zelle befindliche Strahlung ein. Man sieht die Strahlung vollkommen regelmässig nach allen Richtungen ausgehen. Ja man kann sogar bei genügender Schärfe des Bildes die Strahlen über den Kern hinziehen sehen. Ich zeichne nun die Zelle mit den sichtbaren Strahlen. Stellt man nun tiefer ein und zeichnet die in dem anderen Theile erscheinenden Strahlen in denselben Contour wie die früheren, so sieht man sofort, dass die jetzt sichtbaren unmöglich von demselben Centrum wie die früher gezeichneten ausgehen können. Die jetzt

gezeichneten Strahlen kreuzen sich mit den früheren. Sucht man constructiv den muthmasslichen Mittelpunkt, so ergibt sich, dass der Mittelpunkt in einen ganz anderen Theil des Gesichtsfeldes fällt als der der ersten Strahlung. Zwischen beiden Mittelpunkten ist der Zellkern eingeschaltet (Fig. II).

Freilich habe ich auch Ansichten von entschieden monocentrischen Strahlungen erhalten. Diese aber erwiesen sich mir immer als junge Zellen, kurz nach vollzogener Theilung. Es bleibt nämlich, wie ich vorwegnehmen muss, die Strahlung viel länger in der Tochterzelle erhalten, als irgend welche Spuren der vorangegangenen Theilung im Kerne bemerkbar bleiben, so dass eine Verwechslung dieser Endstadien der Theilung mit ihren Anfängen eintreten könnte. Bei genauerer Beobachtung lässt sich aber leicht entscheiden, mit was man es zu thun habe. Die jungen Tochterzellen sind nämlich alle viel heller, stärker lichtbrechend als die sich zur Theilung anschickenden Mutterzellen. Auch sind sie vollkommen farblos, während die Mutterzellen gewöhnlich eine grauliche oder schwache Lilafärbung durch Hämatoxylin annehmen (Fig. IV).

Flemming[15]) hat bei theoretischer Kritik der Henneguy-schen Angaben dieselben für nicht stichhältig erklärt und seine Vermuthung dahin ausgesprochen, dass die Strahlung sich sofort bipolar anlege. Es ist nämlich diese Henneguy'sche Beobachtung die einzige, die den allgemein gemachten Befunden bei Amphibienzellen entgegensteht. Auch die übrigen, an Furchungskugeln gefundenen Erscheinungen sprechen klar dafür. Am Echinodermenei haben O. Hertwig[4]) und Flemming[6]) die bipolare Anlage der Strahlung constatirt. — Eine sehr interessante und schlagende Beobachtung finde ich bei Metschnikoff[15]) beschrieben. Bei Planaria polychroa sah nämlich Metschnikoff die Asteren in den Furchungskugeln nacheinander, also zeitlich verschieden auftreten, was gewiss sehr für die Unabhängigkeit der beiden Asteren von einander in Anschlag gebracht werden kann. Nach meinen oben erwähnten Befunden muss ich mich

[15]) Metschnikoff, Embryologie von Planaria polychroa. Zeitschr. für wissensch. Zoologie. XXXVIII.

entschieden für die primäre, bipolare Anlage der Asteren aussprechen.

Kurz nach Anlage der Pole haben auch im Kerne die kinetischen Veränderungen begonnen. Sie manifestiren sich zunächst in einer Umordnung des Chromatingerüstes. Die ursprünglich über den Kern verbreiteten färbbaren Elemente fangen an sich in wenige Züge, zu einem eigentlichen Balkenwerk zu ordnen. Die Färbung des Gerüstes ist eine viel intensivere als die früher an den gefärbten Stellen des Kernes wahrnehmbare. Dieses Gerüste ist noch unregelmässig geformt und zeigt noch keine Spur einer fadenförmigen Anordnung. Zugleich mit den erwähnten Veränderungen im Chromatin zeigt sich eine Umwandlung der äusseren Form des Kernes. Die ursprünglich unregelmässige lappige Form verschwindet immer mehr, bis endlich ein rund-ovales Gebilde daraus hervorgegangen ist. Henneguy[8]) beschreibt diese Abrundung als Verlängerung des Kernes und knüpft an dieselbe die Entstehung des Amphiasters. Nach eben Bemerktem kann jedoch weder an einen causalen, noch zeitlichen Zusammenhang zwischen diesen beiden Erscheinungen gedacht werden.

Auf die ursprüngliche Grundform des Kernes und seinen Bau bin ich hier absichtlich nicht näher eingegangen, denn ich glaube, dass wir viel eher durch die Entwicklung des Kerns zum Verständniss seines Aufbaues gelangen können, als durch blosse coordinative Aufzählung seiner Eigenschaften. Ich habe nur die Unregelmässigkeit der Oberfläche hervorgehoben, weil eben in ihrem Verschwinden die erste Formveränderung des Kernes besteht. Zugleich mit dem Ausgleiche der Unebenheiten der Oberfläche ändert der Kern sein Volumen, er wird sichtlich umfangreicher. Worauf diese Volumszunahme beruht, ob es blosse Aufnahme von Flüssigkeit, also eine Quellung des Kernes sei, ob die Volumszunahme durch Zunahme der geformten Substanzen des Kernes bedingt sei, ob beide Momente zusammenwirken, lässt sich nicht entscheiden. Ersteres aber scheint mir bestimmt vorhanden zu sein. Denn der Kern ändert mit seiner Form und seinem Volumen auch seine physikalische Beschaffenheit. Er scheint jetzt zwischen seinen geformten Partien viel gleichartiger gebaut zu sein, man gewinnt von solchen Kernen vielmehr den Eindruck der Homo-

genität der Grundsubstanz. Auch im Zellprotoplasma, in der Umgebung des Kernes tritt dieselbe Erscheinung auf. Es bildet sich nämlich eine ringförmige, structurlose Zone um den Kern. Auf diesen Kernhof hat auch Henneguy aufmerksam gemacht. — Diese Zone erscheint vollkommen homogen, ohne jede Spur von Körnung oder Strahlung, wie sie in der übrigen Zellsubstanz deutlich zu sehen ist, sie geht ganz allmälig in das feinkörnige, radiäre Protoplasma über.

Da die weiteren Veränderungen der Zellsubstanz ziemlich einfache sind, scheint es mir von Vortheil, sie bis zum Stadium der beginnenden Einschnürung des Zellleibes anticipirend auseinanderzusetzen, um dann die wichtigen Veränderungen im Bereiche des Kernes in ununterbrochenem Zusammenhange betrachten zu können.

Die Asteren nehmen an Grösse zu, d. h. die früher auf ein Bündel am Pole beschränkt gewesenen Strahlungen greifen zu beiden Seiten des Kernes immer mehr gegen den Aequator zu aus; die entgegengesetzten Radiensysteme treffen sich hier und greifen mit ihren Enden ineinander, die einzelnen Strahlen kreuzen sich und durchflechten sich hier. Diese Ausbreitung der Radiensysteme und ihr Ineinandergreifen finde ich nirgends ausser in einer Abhandlung von Pfitzner[16]) berücksichtigt. Pfitzner zeichnet und beschreibt „gekreuzte achromatische Fasern", die ich aber doch lieber nach der gegebenen Zeichnung zur Zellsubstanz rechnen möchte.

Haben die Strahlungen sich gegenseitig erreicht, so beginnt die nächste Veränderung im Stadium der Metakinese. Man kann bei einer Erscheinung, wie die hier auftretende, zwar nicht genau einen Zeitpunkt fixiren, aber in der erwähnten Phase ist sie zuerst so ausgeprägt, dass sie dem beobachtenden Auge auffällt. Die Strahlen des Amphiasters werden nämlich stärker lichtbrechend und dies in solchem Masse, dass man beinahe die Contouren eines jeden einzelnen Strahles zu verfolgen versucht ist. Gleichzeitig werden auch wirklich die Dickendimensionen der Strahlen stärker. Die ganze strahlige Figur sieht gröber aus. Man sieht

[16]) W. Pfitzner, Beiträge zur Lehre vom Baue des Zellkerns und seinen Theilungserscheinungen. Archiv f. mikr. Anat. XXII, pag. 616 ff.

förmliche Stränge, die vollkommen farblos und hellglänzend zum Pole ziehen. Während beim Auftreten des Asters bis zu seiner grössten Entwicklung die Strahlungen ziemlich matt und fein aussehen und man oft Mühe hat, ihr Vorhandensein zu constatiren, während man sie sonst nur bei kleiner Blendung und sehr scharfer Beleuchtung wahrnehmen kann, sieht man an solchen Stadien auch bei weiter Blendung und schwächerem Lichte dieselben deutlich. Ein weiterer Unterschied besteht darin, dass die ursprünglich vorhandene Körnung im Bereiche der Strahlen vollkommen verschwindet und die strahlig geordnete Zellsubstanz vollkommen homogen aussieht. Diese eigenthümliche Erscheinung ist in fortwährender Zunahme begriffen und hat bei der Einschnürung des Zellleibes noch nicht ihren Höhepunkt erreicht. Das Verschwinden der Structur, die Dickenzunahme, sowie das Wachsen der Lichtbrechung weisen darauf hin, dass wir es mit einer Verdichtung der Substanz in der Längsrichtung der Strahlen zu thun haben. Ich will mich nicht entscheiden, ob wir es hier mit einer activen Contraction oder mit einem durch die polare Attraction bedingten Phänomen zu thun haben, genug, die Erscheinung ist entschieden eine Concentration der Zellsubstanz zu den Polen.

Kehren wir nun zum Kerne zurück. Da mir die Kleinheit des Objects keinen genaueren Einblick in die Umformung des Chromatins gestattet, so bin ich leider genöthigt sprungweise an einzelnen vorzuführenden Bildern diesen Umformungsprocess zu demonstriren. Die allmäligen Uebergänge vom Gerüst zum Faden, vom Faden zum Knäuel konnte ich nicht ununterbrochen verfolgen. — Das nächste Stadium, das ich deutlich zu Gesicht bekomme, zeigt die Segmentirung fast vollzogen. Man sieht (Fig. IV) eine Anzahl ziemlich gleich langer Schleifen und einige längere Fadenstücke.

Die bemerkenswertheste Eigenthümlichkeit des Bildes ist die Bestätigung des von Rabl[17]) an Epithelien von Salamandern entdeckten Polfeldes. — Neben einer Anzahl zur Längsaxe des Kernes senkrecht ziehenden Chromatinfäden zeigt sich eine ganze

[17]) C. Rabl, Ueber Zelltheilung. Morph. Jahrb. Bd. X.

Gruppe von ausgebildeten, ziemlich gleich langen oder doch nur durch die Perspective verkürzten Schleifen, mit ihren Winkeln nach einer Fläche, in diesem Falle der dem Beschauer zugewandten Kernseite, orientirt.

Es entspricht dies genau den von Rabl gegebenen Beschreibungen und Zeichnungen des Polfeldes. Die Schleifen sind verhältnissmässig dick, intensiv blau gefärbt und nicht sehr zahlreich. Die quergelagerten Fadenstücke sind alle länger als die ausgebildeten und gerichteten Schleifen und zeigen mehrere Biegungen. Ich halte sie für noch nicht vollkommen segmentirte Fadenstücke, aus denen sich später ebensolche polar gerichtete Schleifen hervorgebildet hätten.

Aus diesem Grunde wäre das Resultat einer Zählung ein illusorisches und ich bin deshalb, auch abgesehen von der Schwierigkeit derselben, von ihr abgestanden. Auf der Zeichnung sind nur die bei oberflächlicher Einstellung genau und vollkommen scharf sichtbaren Schleifen gezeichnet. Im Objecte zeigte sich noch eine Anzahl tiefer gelegener blasser Fadenstücke, die sich einer genauen Untersuchung entzogen. Die chromatischen Schleifen liegen hier in einer Grundsubstanz, welche noch keine Spur von Faserstructur erkennen lässt. Die hier beschriebenen Verhältnisse konnte ich an einer ganzen Anzahl von Kernen dieser Phase, die ich als mit Flemming's [18]) lockerem Knäuel identisch auffassen zu dürfen glaube, mit voller Bestimmtheit feststellen.

Ein nächstes Stadium bietet folgende Eigenthümlichkeiten. Die Kerngrenze ist noch wahrnehmbar, aber nicht mehr sehr deutlich. Das Chromatin zeigt sich in einer die Anzahl auf dem früher geschilderten Objecte bei weitem übertreffenden Menge von Schleifen. Diese sind viel dünner und daher auch viel heller gefärbt als die früheren. Es hat hier also offenbar die Längstheilung stattgefunden, die Zahl der Fäden hat sich verdoppelt. Direct wahrnehmen konnte ich dieselbe nicht. Doch scheint der Schluss nach allem, was über Zeitpunkt und Art der Längstheilung bei anderen Zellen berichtet wird, vollkommen gerechtfertigt. Die zweite Eigenthümlichkeit ist, dass man im Kerne, wenn man das Structurbild hervortreten lässt, fadenförmige Gebilde, aus achromatischer Substanz bestehend, sieht, ganz von den Eigenschaften,

wie sie von Flemming[13]) und Anderen so vielfach beschrieben werden.

Beim Uebergang der Schleifen in die Aequatorialstellung zeigt sich auch eine besondere Erscheinung an diesem Fadenwerk. Während sie früher den Eindruck machten, als wären sie unregelmässig durcheinander geschlungen, sieht es jetzt aus, als ob sie an der Orientirung Theil genommen hätten. Bei fast vollkommener Aequatorialstellung der chromatischen Schleifen sieht man von deren Lagerungsort her die achromatischen Fäden in welligen, gewundenen, gekrümmten Formen zum Pole ziehen. Später erst strecken sie sich, um sich dadurch genauer zu den Polen zu centriren oder, wenn man lieber will, sie strecken sich durch die polare Attraction. So geben sie dem System der Spindelfasern ihren Ursprung.

Ich will mich hier absolut nicht in die Controverse zwischen Flemming[13]) und Strasburger[14]),[18]) und deren gegenseitigen Anhang einlassen oder auch nur die Literatur über diesen Gegenstand controliren. Ich begnüge mich damit, einige neuere Angaben von Platner[19]),[20]) zu erwähnen. Platner spricht sich aus, dass die Spindelfasern nichts anderes seien, als das stehengebliebene Gerüst des regulär angeordneten Knäuels, dessen Chromatinsubstanz sich im Aequator concentrirt hatte, während die ungefärbte Grundsubstanz erhalten blieb.

Wenn ich auch nicht so weit gehen kann, da ich glaube, dass auch die Chromatinschleifen noch ein achromatisches Gerüst besitzen, d. h. dass die Chromatinmikrosomen in einer achromatischen Grundlage eingebettet liegen, so muss ich doch für denjenigen Theil des Kerngerüstes, dessen Chromatin sich auf die Fäden des noch nicht regulären Knäuels, also noch vor der Segmentirung zurückgezogen hatte, diese Hypothese als wahrscheinlich zulassen. Hierzu bestimmen mich noch folgende Worte

---

[18]) Strasburger, Die Controversen der indirecten Kerntheilung. Arch. f. mikr. Anatomie. XXIII.

[19]) Platner, Zur Bildung der Geschlechtsproducte bei den Pulmonaten. Arch. f. mikr. Anatomie. XXVI, 343 ff.

[20]) Platner, Zur Bildung der Geschlechtsproducte bei den Pulmonaten. Arch. f. mikr. Anatomie. XXVI, 599 ff.

Platner's, welche etwas Aehnliches beschreiben, wie ich es oben gethan. Es heisst daselbst: „Aus dem Knäuelgerüst bildet sich die Spindel nun so, dass die einzelnen Segmente des ersteren an den Polen in einen Punkt zusammentreten, sie werden dabei mehr gestreckt und gehen eine innige Verbindung mit dem aus dem Protoplasma hervorgehenden Polsterne ein." Abgesehen davon, dass Platner einen analog den Chromatinfäden segmentirten Achromatinfaden anzunehmen scheint, bilden seine und meine Beobachtungen zwei übereinstimmende Gegenstücke. Indem ich mich an Platner anschliesse, ist damit auch meine Ansicht von der Genese der Spindelfasern der Partei Flemming's zugehörig. Die Spindelfasern sind zu den beiden Polen centrirt. Sie stammen aus dem Kerne, sind von der Zellsubstanz unabhängig und sind demnach nichts anderes, als der Ausdruck der bipolaren Orientirung der achromatischen Substanz, genau so wie die Polradien für die Zellsubstanz. An den Spindelfasern ist in noch stärkerem Grade als an den Zellasteren die Zunahme des Lichtbrechungsvermögens zu constatiren.

Sowie die Kernspindel vollständig ausgebildet ist, ist auch die Stellung der Schleifen in den Aequator vollzogen (Fig. V u. VI). Sie stehen alle mit ihren Schenkeln peripheriewärts, mit ihren Winkeln centralwärts. Von der stattgehabten Längstheilung ist an den Sternen nichts mehr zu sehen. Man kann kaum noch eine annähernde Parallelstellung von Schleifenpaaren wahrnehmen. Dagegen zeigt sich, dass die Schleifen nicht alle in einem Kreise gestellt sind, sondern dass das leere Centrum hier nicht existirt. Es ist stets, bei allen darauf hin untersuchten Sternen eine central gelagerte Gruppe vorhanden. Auf dem Figur VI dargestellten, gewiss rein polar gesehenen Sterne ist diese Gruppe von Schleifen sehr deutlich. Flemming[6]) hat in den von ihm am Echinodermenei gemachten Beobachtungen dieselbe Erscheinung beschrieben und sie auf Quellung und Verzerrung durch Reagentien zurückgeführt. Obwohl seine diesbezüglichen Bilder fast gar nichts von radiärer Orientirung der Schleifen zeigen, meine Objecte dies jedoch klar vor Augen führen, möchte ich doch nicht diese centralen Schleifen für natürlich gelagert ansehen und neige eher dazu, sie ebenfalls als verstellt anzunehmen. Eine Zeit lang

war ich geneigt, ihre Lagerung für correct und natürlich anzunehmen, was vielleicht mit einigen späteren Befunden an meinem Objecte gestimmt hätte. Als ich Schleifen sah, welche central gelegen, doch ihre Schenkel peripherwärts und Winkel centralwärts wandeln, dachte ich ursprünglich an eine zweite, radiär geordnete Gruppe, innerhalb der ersten. Doch, als ich Schleifen sah, welche mit ihren Schenkeln zum Centrum sahen, bin ich definitiv davon abgekommen.

Ueber die Form der chromatischen Elemente in diesem Stadium finde ich sehr widersprechende Angaben. Früher hielt man sie einfach für Verdickungen der achromatischen Fäden (Verdichtungszone O. Hertwig's[4]). Flemming[6]) betont ihre Selbstständigkeit und beschreibt am Echinodermenei wirkliche Schleifen, mit dem Zusatze aber, dass es zu einer reinen Sternform von mehr allseitiger gleicher Ausdehnung der Strahlen nicht zu kommen scheine. Henneguy[8]) erwähnt eine Phase, die er als „Plaque équatoriale" bezeichnet und beschreibt in diesem Stadium die Chromatingebilde als gekrümmte oder kommaartige Stäbchen. Platner[21]) spricht bei Pulmonaten von am Aequator gelagerten Körnern. Ebenso beschreibt Blochmann[22]) dieselben als körnige Gebilde, welche er aber merkwürdigerweise aus dem Nucleolus! hervorgehen lässt. Wirklich, wenn man einen solchen Stern in Seitenansicht betrachtet, wäre man geneigt, alles eher anzunehmen, als schön ausgebildete chromatische Schleifen. Die Kleinheit des Objectes und die grosse Anzahl der chromatischen Schleifen bringen es mit sich, dass bei dem geringen Abstande der Schleifen von einander und ihrer genauen Lagerung in der Aequatorialebene die Abgrenzung derselben schwer wird. Ferner erscheinen die meisten Schleifen in optischem Querschnitt. Man sieht an solchen Bildern am Aequator der Kernspindel eine Reihe von intensiv blauen, kurzen Strichen oder Körnchen (Fig. V). Die dunklere Färbung beruht hier nur darauf, dass man schief auf die Schleifen oder senkrecht auf deren abgestutztes Ende

---

[21]) Platner, Ueber die Befruchtung von Arion empiricorum. Arch. f. mikr. Anatomie. XXVII, pag. 32 ff.

[22]) F. Blochmann, Ueber die Entwicklung der Neretina fluviatilis. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. XXXVI.

sieht, wo dann selbstverständlich die vom Lichte zu durchdringende Chromatinschichte bedeutend dicker ist.

Zur Beseitigung dieser Widersprüche brauche ich nur auf die in Fig. VI abgebildeten Sterne zu verweisen. Es ist einer *(B)* in reiner Polaransicht, der andere *(A)* in schiefer Seitenansicht gesehen.

Die Schleifen treten hier vollkommen scharf und klar hervor. Auffallend ist, dass hier sämmtliche Schleifen länger erscheinen, als im Stadium des Knäuels nach Verdoppelung der Fäden. Ich glaube, dass dies wiederum nur im Lagerungsunterschiede gelegen ist, indem die Schleifen daselbst meistens wegen der dichten Lage und ihrer polaren Richtung in perspectivischer Verkürzung erscheinen dürften. Die Zahl scheint aber dieselbe geblieben zu sein. Wie schon bemerkt, war es mir leider nicht möglich, sie im Knäuelstadium zu zählen. An dem gezeichneten Sterne *B* ist es mir geglückt. Ich zähle daselbst achtundvierzig Schleifen. Ich kann dem Ausspruche Pfitzner's[16]), „dass nichts verlockender und verführerischer, jedoch nichts unfruchtbarer sei als Zahlenspielerei", durchaus nicht beipflichten. Denn erstens sind die Zählungen der Chromatinschleifen absolut nicht als Spielerei zu betrachten, da wir es hier mit constanten Erscheinungen, mit Dingen zu thun haben, welche gleichsam Elementarorgane des Kernes sind, aus denen er sich aufbaut. Oder sollte man z. B. auch die Zählung der Wirbel bei Wirbelthieren, der Strahlen bei Coelenteraten und Echinodermen oder der Staubgefässe bei Pflanzen für Spielerei halten? Ferner, kann man es unfruchtbar nennen, wenn wir durch Betrachtung der Zahlen ein ihnen zu Grunde liegendes allgemeines Naturgesetz auf's Neue bethätigt erkennen können? Und abgesehen davon, sind nicht Zahlen die objectivsten Befunde, die wir überhaupt machen können?

Die Zahl von 48 Chromatinschleifen in der Sternform ist gewiss eine sehr merkwürdige. Denn, wenn wir von dieser Zahl Tochterschleifen auf die der Mutterschleifen zurückschliessen, so ergibt sich für diese Vierundzwanzig! eine Zahl, welche von Flemming[18]) und von Rabl[17]) auch bei Amphibienepithelien gefunden worden ist.

Trotzdem ich fürchten muss, von Pfitzner ebenfalls mit oben erwähntem Vorwurfe belastet zu werden, kann ich nicht umhin, eine vergleichende Betrachtung der mir bekannt gewordenen Zählungen anzustellen. Folgende Zusammenstellung macht durchaus keinen Anspruch auf Vollständigkeit. Es zählten:

Flemming[18])	bei	Epithelien der Salamanderlarve	24 Schleifen
„ [23])	„	Hodenepithelien des Salamanders	12 „
Rabl[17])	„	Epithelien der Salamanderlarve	24 „
„ [17])	„	Bindegewebekörperchen . . .	24 „
Retzius[29])	„	Epithelien von Proteus . . .	16 „
v. Beneden*)	„	Furchungskugeln von Ascaris megalocephala	4 „
Nussbaum	„	Hodenzellen von Ascaris megalocephala	4 „
Platner[21])	„	Furchungskugeln der Pulmonaten	4 „
„ [19]), [20])	„	Hodenzellen der Pulmonaten .	24 „
Ich	„	Furchungszellen von Forellen .	24 „

Bis jetzt ist bei thierischen Zellen noch nirgends eine geringere Zahl gefunden worden als 4 und noch nirgends wurde eine grössere als 24 getroffen. So klein vorstehende Reihe ist, so interessant ist sie, indem sie uns wieder ein bekanntes Naturgesetz vor Augen führt. In bestimmten Zahlen auftretende Gebilde, und zwar Antimeren, nicht Metameren, variiren nämlich in ihrer Anzahl nach den Grundzahlen zwei, drei und fünf und deren gegenseitigen Combinationen. Ich erinnere hier nur an die Actinien und Anthozoen, den Typus der Echinodermen, die Staubgefässe und Blüthenblätter der Phanerogamen. Ueberall finden wir jene drei Zahlen wieder. Auch in unserem Falle ist es sofort klar, dass wir es mit den Grundzahlen zwei und drei zu thun haben. Nicht nur ein Vielfaches dieser beiden Zahlen stellen uns die oben gegebenen Zahlen der Chromatinschleifen dar, sondern

---

[29]) Retzius, Studien über Zellentheilung. Biolog. Untersuchungen. Stockholm und Leipzig 1881.

[23]) W. Flemming, Neue Beiträge zur Kenntniss der Zelle. Arch. f. mikr. Anatomie. XXIX, pag. 389.

*) Ed. v. Beneden's und Nussbaum's Angaben habe ich aus citirter Arbeit Rabl's entnommen. Die Originalien habe ich nicht eingesehen.

die Primfactoren aller dieser Zahlen sind blos zwei und drei, die kleinsten Primzahlen. Auffallend ist ferner, dass bis jetzt noch kein einziger Fall gefunden wurde, wo die Zahl der Chromatinschleifen blos zwei betrug. Dies ist gewiss von Bedeutung, indem alle Organismen, seien es vollkommene Thiere, seien es blos Organcomplexe, die nach diesem Typus zwei, d. h. bilateral gebaut sind, metamerisiren, während uns höhere Grundzahlen immer im radiären Typus, ohne Metamerenbildung entgegentreten. Ich halte daher den Rückschluss aus dieser Betrachtung, dass wir es bei dem Sterne des sich theilenden Kernes mit antimeren Gebilden, den Chromatinschleifen, zu thun haben, für nicht zu gewagt und vollkommen discutirbar.

Ich muss noch eine Bemerkung über eine in obiger Tabelle verzeichnete Angabe Platner's[19]) hinzufügen. Es ist gewiss auffallend, dass Platner vierundzwanzig Chromatinschleifen an Hodenepithelien gezählt hat, während die übrigen Zählungen an diesem Objecte gerade die Hälfte angeben. Ich würde Platner's Angabe dennoch nicht in Zweifel ziehen, wenn er nicht ausdrücklich angeben würde, dass diese Schleifen im Aequator gelegen seien, wo er noch keine vorausgegangene Theilung vermuthet. Flemming[18]) und die übrigen Forscher haben in ausreichender Weise gezeigt, dass die Längsspaltung der Schleifen schon in der Knäuelform vollständig durchgeführt würde. Sollten wir an Platner's Objecten es wirklich mit einer Ausnahme, sowohl was die Zahl der Schleifen, als auch was den Zeitpunkt ihrer Theilung betrifft, zu thun haben, oder sollten wir nicht eher vermuthen, dass die Theilung schon vollzogen war und so zwei sehr besondere Ausnahmen zur Regel zurückführen. Dies gäbe auch für Platner's Object eine Zahl von 12 Mutterschleifen, was mit den übrigen Zählungen übereinstimmt.

Eine grosse Differenz besteht auch zwischen meinen Angaben und den übrigen an Furchungskugeln gefundenen Zahlen. Ich hätte dies gerne darauf zurückgeführt, dass ich nicht, wie die anderen Beobachter, die ersten Stadien der Furchung vor Augen hatte, oder dass die höhere Entwicklungsstufe der Wirbelthiere eine Vermehrung der Chromatinelemente bedinge. Allein, da Flemming[6]) eine sehr grosse Zahl von Schleifen an dem

ersten sich theilenden Furchungskerne eines Echinodermen gesehen hat, sind beide Erklärungsversuche unanwendbar und sehe ich mich genöthigt, in diesem Punkte den Furchungskernen eine grosse Variabilität zuzuschreiben.

Von den Pfitzner'schen[24]) Körnern konnte ich selbstverständlich bei der grossen Feinheit der Schleifen nichts wahrnehmen.

Die achromatische Kernspindel hat in dieser Phase ihre höchste Entwicklung erreicht. Gewöhnlich wird dahin geschlossen, dass die Spindelfasern ununterbrochen von Pol zu Pol ziehen. Von einer Gruppe derselben kann ich dies durchaus nicht annehmen. Die Kernspindel an Furchungszellen zeichnet sich nämlich durch sehr stumpf-kegelförmige Gestalt aus. Der Kreis der Chromatinschleifen hat einen sehr grossen Radius, dessen Länge der halben Theilungsaxe beinahe gleichkömmt oder sie auch übertrifft. Es stossen also die peripheren Fasern von entgegengesetzten Polen unter sehr spitzem, axialwärts offenem Winkel zusammen. Von einer Abrundung dieses Winkels, von einer wirklichen Spindelgestalt der achromatischen Figur ist nichts zu bemerken. Der Verlauf eines solchen ununterbrochen von Pol zu Pol ziehenden Fadens müsste am Aequator scharf winkelig geknickt sein. Wie man sich dies bei einem so zarten Gebilde vorstellt, wie diese Biegung zu Stande kommen soll — darauf kann ich nicht antworten. Sollten aber die Fäden vielleicht oberflächlich am Pol beginnen und durch die Mitte der Spindel zum anderen Pol abbiegen? Dies müsste ja doch zu oberflächlichen Verflechtungen Anlass geben, die sich doch irgendwie sichtbar machen müssten. In Seitenansichten der Kernspindel sehe ich aber nirgends etwas, was darauf hinweisen würde. Die gleichmässige lineare Schraffirung derselben wird nirgends unterbrochen, nicht die kleinste Unregelmässigkeit lässt sich erkennen. Es bliebe somit nur noch das centrale Bündel der Spindelfasern übrig, für welches die Ansicht des continuirlichen Zusammenhanges aufrecht erhalten werden könnte. Wie es sich hiermit verhält, will ich bei Gelegenheit der sogenannten „Filaments connectifs", der Verbindungsfäden

[24]) W. Pfitzner, Ueber den feineren Bau der bei der Zelltheilung auftretenden fadenförmigen Differenzirung des Zellkerns. Morph. Jahrb. Bd. VII.

beim Auseinanderweichen der Chromatinfäden zu erläutern versuchen.

Die Metakinese zeigt sich dadurch an, dass die Sterne, auch von der Seite gesehen, nicht mehr Körner und Kugeln, sondern deutlich die chromatischen Schleifen erkennen lassen. Die Schleifen haben nämlich eine Drehung gemacht. Ihre Schenkel stehen noch im Aequator, ihre Winkel aber polarwärts. In Seitenansichten liegen sie daher beinahe in der Ebene des Gesichtsfeldes (Fig. VII). Daher hat auch der Höhendurchmesser des Sternes bedeutend gewonnen. Im selben Masse scheinen die achromatischen Fasern an Länge abgenommen zu haben. Die Schleifen selbst lassen nur mit Mühe eine Regel in ihrer Lagerung erkennen. Die meisten Schleifen kehren zwar ihre Winkel polarwärts, viele aber liegen regellos durcheinander. Einige kehren ihre Winkel sogar direct peripherwärts, als ob sie niemals die Sternphase passirt hätten. Die Bewegung nach den Polen zu scheint eben erst allmälig in die regelmässigen Bahnen einzulenken (Flemming's [18]) Systolen und Diastolen).

Ich habe schon bemerkt, dass bei keinem einzigen der beobachteten Sterne etwas zu sehen war, was noch auf die vorhergegangene Längstheilung hätte hinweisen können. Die Spalthälften weichen eben schon früher auseinander. Die Tochterschleifen sind nicht mehr parallel gelagert, wenn es zur Metakinesis kommt. Daher vielleicht die grosse Unregelmässigkeit der Schleifenstellung. Dennoch findet eine jede ihren Weg und ist die Zahl der auseinanderweichenden Schleifen jederseits gleichgross, d. h. nach Schätzung. Zählen konnte ich die Schleifen hier nicht. Es müssen hier ganz eigenthümliche richtende Kräfte und präformirte Bahnen vorhanden sein, auf welchen sich die Chromatinschleifen bewegen. Insbesondere scheint letzteres der Fall zu sein, und dies würde auch mit den Beobachtungen anderer Autoren, namentlich Flemming's [23]) und Carnoy's [1]) übereinstimmen. Es sieht ganz so aus, als würden die chromatischen Schleifen durch die achromatischen Fasern polarwärts gelenkt.

Sowie die Schleifen auseinander weichen, lagern sich ihre Schenkel näher aneinander, wird ihr Winkel immer kleiner. Dies erklärt sich daraus, dass die früher auf der grossen Fläche de

Aequators gelegenen Schleifen jetzt in einen viel kleineren Raum zusammengedrängt werden, da sie sich auf der Mantelfläche eines Kegels bewegen (Fig. VIII). Auch verdicken und verkürzen sich die Schleifen etwas. Sie erscheinen jetzt im Gegensatze zu den Schleifen des Sternes dunkelblau gefärbt. Auf ihrem Wege zum Pole soll sich nach Henneguy[8]) die Zahl der „Stäbchen" (wie Henneguy die Chromatinschleifen nennt) verringern. Dies ist aber nur scheinbar. Ihre Zahl scheint nur in Seitenansichten geringer zu sein, weil die Schleifen sich theilweise decken. Betrachtet man ein solches Stadium vom Pole her, so ergibt sich ohne weiteres, dass die Zahl der Schleifen durchaus nicht vermindert worden ist. So wie sich die Schleifen dem Pole nähern, um so enger legen sich ihre Schenkel aneinander, bis sie endlich fast parallel gestellt sind. Ein merkwürdiges Verhalten dieser chromatischen Schleifen habe ich schon Eingangs als von Flemming[6]) [13]) beschrieben hervorgehoben. Flemming erklärt nämlich die Chromatingebilde in diesem Stadium für Stäbchen und vermuthet, dass diese Stäbchen durch Theilung der Schleifen an ihren Winkeln zu Stande kommen. Dieselbe Beobachtung verzeichnet Strasburger[30]), gibt jedoch hierfür eine andere Erklärung. Nach diesem Autor soll es die Geradestreckung der Schleifen sein, welche die Stäbchenform hervorbringt. Flemming[6]), [13]) erwähnt ausdrücklich, dass er zu dieser Annahme durch Polaransichten, also durch optische Schnitte der Tochterschleifen gedrängt wurde. Wenn ich seine Fig. 9 auf Taf. VII seines Hauptwerkes[13]), die diese Verhältnisse illustriren soll, sowie die in seiner Studie über die Theilungsvorgänge am Echinodermenei betrachte, so sehe ich, dass manche dieser optischen Querschnitte isolirt stehen, länglich und grösser sind als die zu Paaren stehenden kleineren.

Die Sache scheint mir ganz gut durch die beobachtete Thatsache der Verschmälerung des Schleifenwinkels gelöst zu werden, ohne zu Hypothesen seine Zuflucht zu nehmen. Blickt man nämlich vom Pol aus auf eine Gruppe solcher schmaler Schleifen, so ist es klar, dass die parallelen Schenkel die zwei benachbarten

[30]) Strasburger, Ueber den Theilungsvorgang der Zellkerne und das Verhältniss der Kerntheilung zur Zelltheilung. Archiv f. mikr. Anat. 1881.

kleinen Querschnitte geben, während bei Einstellung auf die Schleifenwinkel ein einziger, länglicher, auch manchmal etwas gekrümmter Querschnitt entstehen wird. Ich habe unzählige Bilder erhalten, die mit der Flemming'schen Zeichnung genau übereinstimmten und überall konnte ich die beiden kleinen, paarigen Querschnitte durch geeignete Einstellung zur Vereinigung bringen. An einer Stäbchenform im Sinne Flemming's[6]) und Henneguy's[8]), an einer Zweitheilung oder Geradestreckung der Schleifen kann ich nach Obigem bei meinem Objecte nicht festhalten.

Die nächsten Veränderungen der Lage der chromatischen Schleifen bestehen in einer genaueren Centrirung derselben zu dem Pole. Die früher eng zusammengedrängten, annähernd parallel zu einander gestellten Schleifen entfernen sich äquatorialwärts von einander, auch ihre polaren Winkel rücken etwas von einander ab. Die ganze chromatische Figur gewinnt an Breite (Fig. X).

Dadurch jedoch, dass die Schleifen äquatorialwärts weiter von einander rücken als polarwärts, stellen sie sich im Bogen und bilden, von der Seite gesehen, eine mehr fächerförmige Figur. Es ist klar, dass eine solche Umlagerung auch am Pole eine Krümmung der durch die Schleifenwinkel gebildeten Linie hervorrufen wird und so entsteht dann am Pole eine deutlich wahrnehmbare Concavität. Diese Concavität, verbunden mit der Armuth an Chromatinschleifen im Centrum der Tochterfigur, bildet dann jene polare Einsenkung, die allgemein als „Delle" der Tochterkerne beschrieben wird. Eine Verschmelzung der polaren Winkel findet nicht statt, davon konnte ich mich auf das Allerbestimmteste überzeugen. Meine Figuren zeigen alle mit vollster Schärfe von einander geschiedene Schleifenwinkeln. Von einer kammförmigen Figur, wie sie Henneguy[8]) beschreibt, habe ich nichts gesehen. Ich sehe mich genöthigt, dessen Angabe als ein durch das Reagens hervorgebrachtes Kunstproduct zu betrachten, wie überhaupt die von dem Autor angewandte Pikrinsäure, nach desselben Beschreibungen zu urtheilen, mehrfach zu Quellungen und künstlichen Vereinigungen geführt zu haben scheint.

Ist die Umlagerung des Chromatins so weit gediehen, so hat auch schon die Theilung des Zellleibes wesentliche Fortschritte

gemacht. Auch mit der achromatischen Substanz sind wichtige Veränderungen vor sich gegangen. In der Zellsubstanz haben die Polradien sich immer mehr und mehr entwickelt, und in der Zeit, wo die Einschnürung im Aequator beginnt, sieht man, wie schon erwähnt, dieselben bis zum Aequator ziehen und mit denen der Gegenseite sich durchkreuzen (Fig. VIII). Hat die Einschnürung schon begonnen und kann man schon die Furche am Zellleibe wahrnehmen, so sieht man sie bis zu dieser ziehen. Die Durchflechtung im Aequator wird immer geringer, je weiter die Furche eindringt. Die Furche ist immer einseitig bei ihrem Auftreten, die Einschnürung daher immer asymmetrisch (Fig. IX).

Auch an den Polen gehen eigenthümliche Veränderungen vor. Während früher die Polradien von einem Punkte ausgingen und auch oft das Polkörperchen als körperlich differenzirtes Gebilde erschien, sieht man jetzt an Stelle des Poles, oberhalb der Schleifenwinkel, ein querovales helles Gebiet, in welches die Strahlen der Zellsubstanz nicht hineindringen (Fig. IX, X).

Mir erschien dieses Gebiet vollkommen homogen, während Rauber[10]) daselbst eigene Differenzirungen schildert. Er beschreibt ausser von Körnelungen gebildeten Linien eine scharfe Abgrenzung dieses Gebietes; mir erschien immer der Uebergang zur Zellsubstanz ein allmäliger zu sein. Da sonst meine und Rauber's Beobachtungen stimmen, scheine ich hier ihm gegenüber im Nachtheil zu sein. Von einer weiteren Deutung dieser Differenzirungen muss ich dann natürlich wegen Mangels an eigener Beobachtung verzichten. Jedenfalls scheinen diese Erscheinungen nicht von langer Dauer zu sein. Denn mit der Entwicklung der Tochterkerne kehren die Differenzirungen am Pole wieder zu ihrem früheren Zustande zurück. Mit dieser Verbreiterung der polaren Protoplasmamassen steht auch die früher an den chromatischen Schleifen beschriebene Lageveränderung im Zusammenhang. Alle am Pole angesammelten Gebilde nehmen an dieser Verschiebung in querer Richtung Theil, um den Pol gleichsam umsomehr umschliessen zu können, wenn die Krümmung der Schleifenlinie auftritt. Hierdurch wird eigentlich die ganze Kernanlage radiär zum Pole orientirt. — Wie verhält sich nun die

achromatische Substanz während dieser Vorgänge? Die eine Erscheinung, das Zunehmen des Lichtbrechungsvermögens, habe ich bereits angeführt. Die zweite Erscheinung ist eine allbekannte. Die Kernspindel wird, je weiter die chromatischen Schleifen zu den Polen vorrücken, desto kürzer. Aber verschwindet sie in demselben Masse, oder sind ihre Bestandtheile dann anderswo sichtbar? Das erstere ist bei meinem Objecte ganz gewiss nicht der Fall. Die chromatischen Schleifen rücken nur längs der Fasern der Kernspindel nach dem Pole zu. Die zwischen Pol und Schleifenwinkel gelegenen Abschnitte werden dadurch kürzer, aber die Spindelfasern selbst bleiben hinter den Schleifen erhalten. Ein Blick auf Fig. VIII, IX wird dies erläutern. Man sieht daselbst die nach dem Pole gerückten Schleifen und hinter denselben die divergirenden Spindelfasern deutlich ausgesprochen. Sehr beachtenswerth sind diejenigen Partien, wo die Fasern nicht mehr mit denen der Gegenseite zusammentreffen, sondern durch die am Zellleib aufgetretene Furche begrenzt werden (Fig. IX *pa*). Auch zeigt dieses Bild deutlich, dass diese Art achromatischer Fasern nicht mit jenen der Gegenseite in Verbindung gestanden haben, dass also eine Continuität nicht anzunehmen war.

Es ist ferner ganz sicher zu constatiren, dass diese Fasern mit den Bewegungen der Schleifen am Pole ebenfalls ihre Lage verändern, indem sie sich immer in die directe Fortsetzung der zugehörigen Schleifen stellen, also auch an der beschriebenen radiären Orientirung der Chromatinschleifen zum Pole theilnehmen. Dieselbe Beobachtung machte Flemming[23]) an Hodenepithelien des Salamanders. Ich glaube diese Radiärstellung der peripheren Spindelfasern auf eine innige organische Verbindung der Fasern mit den Schleifen beziehen zu dürfen.

An weiter vorgeschrittenen Stadien ist von dieser ganzen Erscheinung keine Spur mehr vorhanden. Diese eben beschriebenen achromatischen Fäden werden allmälig immer undeutlicher. Sie retrahiren sich auf die Tochterkernanlage. Dagegen tritt zwischen den beiden Schleifengruppen jenes interessante, als, Filaments connectifs, Verbindungsfäden, Verbindungsfasern, intermediäre Fäden bezeichnete Bündel mit voller Deutlichkeit hervor (Fig. XI).

Die genaue Centrirung der achromatischen Spindelfasern zu einem Punkte ist verschwunden, die chromatischen Schleifen stehen in queren Reihen, zwischen denen die Züge der achromatischen Fasern vollkommen gerade und parallel verlaufen. So entsteht die oblonge Form der Kernfigur, wie sie Henneguy[8]) beschrieben hat. Offenbar ist diese Erscheinung, die Verbreiterung der achromatischen, früher scharf kegelförmigen Figur an der Spitze, auf ein und dasselbe Moment zurückzuführen, wie das Auseinanderrücken der Chromatinschleifen am Pole und das Auftreten jener querovalen Zone an Stelle des Poles. Diese intermediären Fäden ziehen continuirlich von Pol zu Pol.

Nirgends ist eine Unterbrechung, nirgends irgend eine Differenzirung zu bemerken. Namentlich hebe ich hervor, dass absolut keine Spur einer äquatorialen Differenzirung wahrnehmbar ist.

Die Ausdrücke „intermediäre Fäden", „Intermediärbündel", habe ich von Pfitzner[16]) entlehnt. Meines Wissens ist er der Erste, welcher zwei Arten von achromatischen Fasern unterscheidet. Die von anderen, früheren Autoren gebrauchten Bezeichnungen illustriren zwar sehr gut den Sachverhalt, da aber daselbst noch nicht diese Unterscheidung gemacht wird, so fehlt selbstverständlich die Sicherheit, ob diese Autoren in ihren Angaben sich wirklich blos auf die intermediären Fasern oder auf das ganze nach Beginn der Metakinese zwischen den zwei Schleifengruppen gelegene Faserbündel beziehen, welches ja auch die „radiären" Fasern Pfitzner's, d. h. den peripheren Antheil der Spindel in sich fasst. Von diesem Gesichtspunkte aus lassen sich auch die Widersprüche in den Beobachtungen über das intermediäre Bündel zum Theile lösen.

Flemming[6]) beschreibt bei dem Auseinanderweichen der Tochterschleifen am Echinodermenei, an dem achromatischen Bündel, ohne eher noch wie in seinen neuesten Arbeiten zwischen den „centralen" und „peripheren" Fasern zu unterscheiden, eine deutliche Differenzirung in der Aequatorialebene, „offenbar die Zellplatte Strasburger's" heisst es daselbst.

Flemming setzt jedoch hinzu, dass man es hier nicht mit Anschwellungen im Bereiche der Fäden zu thun habe, sondern

„es macht den Eindruck, als seien die blassen Fäden hier auf kurze Strecken weit in gewundenen Lagen und durcheinandergewirrt". Offenbar liegt diese Differenzirung nicht in den eigentlichen intermediären Fäden. Denn die hinzugegebene Zeichnung zeigt noch keine Spur von Einschnürung des Zellleibes, während das achromatische Intermediärbündel erst nach begonnener Einschnürung sichtbar werden kann.

Diese Differenzirung liegt offenbar in den peripheren Fäden, wie ich ja ebenfalls dieses Verflechten beobachten konnte, ehe diese Fasern sich auf die Tochterkerne retrahirt haben.

Die merkwürdigste Angabe einer äquatorialen Differenzirung finde ich ferner in Flemming's Hauptwerk[13]) auf pag. 246 mit Fig. 46 auf Taf. III[b]. Flemming zeichnet zwei Zellen, die schon mit Membranen umgebene Kerne im Knäuelstadium zeigen. Beide Zellen sind im Aequator vollständig von einander abgeschnürt bis auf ein kurzes von einer Zelle in die andere reichendes Bündel, welches die Zellkerne nicht erreicht. Dieses Bündel soll die Differenzirung sein und der Strasburger'schen Zellplatte entsprechen.

Ich muss gestehen, dass ebenso räthselhaft wie diese Deutung auch die Zeichnung selbst ist. Flemming beschreibt in einem früheren Stadium (Fig. 45, Taf. III[b]) ebenfalls die Verbindungsfäden und lässt sie von Tochterkern zu Tochterkern ziehen mit dem Bemerken, dass dieselben blos schwach angedeutet wären. Die ganze übrige, sonst so scharf hervortretende Erscheinung des intermediären Bündels, wie es von Flemming selbst in späteren Arbeiten[23]) dargestellt wird, fehlt bis auf jene „Differenzirung im Aequator", deren Aussehen aber genau dem entspricht, was ich an von Pol zu Pol reichenden Intermediärbündeln gesehen habe. Sollte dies nicht das intermediäre Bündel selbst sein, dessen polare Enden nicht deutlich waren?

Auch diese angebliche Differenzirung glaube ich nicht auf Discontinuität der intermediären Fasern setzen zu müssen. Vollends bestätigen mich in dieser Ansicht die späteren Beobachtungen von Flemming[23]) selbst und die Befunde von v. Wiedersperg[25]) an Spermatoblasten. v. Wiedersperg

[25]) G. v. Wiedersperg, Beiträge zur Entwicklung der Samenfäden. Archiv f. mikr. Anatomie. XXV, 113 ff.

berichtet, dass, auch wenn der Zellkörper vollständig getheilt ist, die zwei neugebildeten Zellen noch durch eine Brücke von verschieden zahlreichen Fäden zusammenhängen, welche von Kern zu Kern reichen. Auch Pfitzner[16]) sagt von den intermediären Fasern, dass sich an ihnen keine Spur von Verdickungen oder irgendwelcher anderer äquatorialen Differenzirungen nachweisen lassen.

Es erhebt sich nun die Frage, ob diese intermediären Fasern von den früher beschriebenen verschieden seien und nur durch das Verschwinden jener, die über ihnen lagen, sichtbar geworden oder ob sie mit denselben identisch seien und nur durch Streckung derselben, durch Ausgleich der Winkel am Aequator, in diese Formirung überführt worden wären. Aus dem Bilde dieses Stadiums wird man nicht klug. Betrachtet man aber die achromatische Figur in dem Zustande, wie ihn die Fig. IX wiedergibt, so zeigt die Discontinuität der sichtbaren Faserpartien und besonders jene früher hervorgehobenen seitlichsten Partien, dass eine Ableitung der Intermediärfasern aus diesen peripheren Partien nicht zulässig erscheint. Diese sind demnach etwas Selbstständiges, sie haben eine andere Bedeutung als die übrigen.

Aber auch substantiell zeigen sich diese intermediären Fasern von den übrigen verschieden. Diese Fasern sind nämlich so stark lichtbrechend und scharf conturirt, dass sie selbst im Farbenbild hervortreten, wo die anderen absolut nicht zu sehen sind. Ferner bilden sie während der ganzen weiteren Vorgänge ein so abgeschiedenes, vollkommen scharf begrenztes Bündel, wie es die peripheren Fasern niemals waren. Sie existiren auch als solches fort, wenn die letzten Spuren der peripheren Fasern verschwunden sind.

Die Zelleinschnürung macht nämlich immer weitere Fortschritte, bis sie endlich das intermediäre Faserbündel erreicht.

Erst in diesem Momente ist dasselbe vollkommen klar und deutlich sichtbar, indem durch das Heranrücken der Furche die peripheren Fasern immer mehr verdrängt wurden und sich auf ihre Schleifen retrahirt haben. Die Furche dringt auch in das Intermediärbündel ein und hierin zeigt sich erst deutlich die Eigenthümlichkeit dieses Bündels gegenüber den peripheren Fasern.

Während jene mit dem Vordringen der Furche auseinandergewichen waren, bleiben diese bis zur vollständigen Durchschnürung zusammen vereint. Auch in das Intermediärbündel dringt die Furche asymmetrisch ein. Durch diese Einschnürung entsteht das schon von Pfitzner[16]) an Coelenteratenzellen beobachtete Achromatinbündel von doppelkegelförmiger Gestalt (Fig. XI). Auch Platner[19]), [20]) berichtet über eine Erscheinung, die vermuthlich auf die ungleichförmige Einschnürung und das Doppelkegelbündel zurückzuführen ist. Platner sagt nämlich, dass das Intermediärbündel stumpfwinkelig abgeknickt werde. Diese Knickung lässt sich aber sehr leicht im oben angegebenen Sinne deuten.

Die Doppelkegel sitzen mit voller Breite auf der Linie der chromatischen Schleifen auf. Die Basis ist so gross als die zugekehrte Fläche der Kernanlage — ich vermeide hier absichtlich den Ausdruck „Tochterkern", da ja noch wesentliche Theile des Kernes ausserhalb dieser Gruppe der Tochterschleifen liegen.

Ich muss hier eine Eigenthümlichkeit meines Objectes gegenüber allen oben citirten Angaben und beschriebenen Bildern hervorheben. Die Autoren zeichnen nämlich sämmtlich das Intermediärbündel als noch vorhanden, wenn die Kerne schon mit Membran umgeben sind und in das Knäuelstadium eingetreten sind. Flemming's[13]) früher besprochene Zeichnung, seine Zeichnungen und Beschreibungen in seinen Beobachtungen über Hodenepithelien[23]) Pfitzner's erwähnter Befund, La Valette St. George's[26]), Platner's und v. Wiedersperg's Befunde stimmen alle dahin überein, dass der Kern schon mit Membran umgeben sei, während das Intermediärbündel noch oblonge Form hat, oder auch schon zum Doppelkegel eingeschnürt ist.

Nichts kann widersprechender sein als meine Fig. XI. Hier ist von der Tochterknäuelform noch keine Spur vorhanden, die Schleifen sind noch sämmtlich scharf von einander geschieden, sie stehen gewiss noch in dem Stadium, welches Flemming[18]) mit dem Namen „Tochterstern" belegt.

---

[26]) La Valette St. George, Spermatologische Beiträge. Archiv f. mikr. Anatomie. XXVII.

Von einer Membran noch keine Andeutung, während es klar ist, dass im nächsten Momente die vollständige Durchschnürung des Intermediärbündels stattfinden muss.

Dies einstweilen nur zur Constatirung des Befundes. Später werde ich in der Lage sein, die Kritik dieses Widerspruches zu geben. Ich gehe weiter in der Betrachtung der Theilungserscheinungen.

Das doppelkegelförmige Bündel durchschnürt sich vollkommen und die Zelltheilung ist vollzogen. Es folgen jetzt die Erscheinungen, welche Zelle und Kern zur Ruhe führen. Von dem Momente der Durchschnürung ist das Achromatinbündel verschwunden. Aber zugleich mit seinem Verschwinden beginnen eigenthümliche Veränderungen an der Chromatingruppe sich zu entwickeln. Ich komme hier an den strittigsten Punkt im ganzen Verlaufe dieses so complicirten Zelltheilungsvorganges. Es stehen sich zwei Ansichten und zwei Beobachtungen diametral gegenüber. Ich will hier nur die an Furchungskugeln gemachten Befunde betrachten und einstweilen von sonstigen Beobachtungen absehen. Rauber[10]), Janošik[11]) und Strasburger[14]) stimmen hierin mit dem, was ich sehe, überein. Diese Autoren beschreiben den Kern als aus bläschenartigen Gebilden zusammengesetzt. Rauber beschreibt den Vorgang des Aufbaues des Tochterkerns ziemlich genau. Nach Rauber's Darstellung verhält sich dies an Furchungskugeln des Keimes von Salmoniden auf folgende Weise.

Man sieht an Stelle einer Gruppe von Schleifen oder Körnern eine Gruppe von Bläschen. Diese können zusammenhängen oder von einander isolirt sein. Sie treten erst im Stadium der weit auseinandergerückten Kernplattenhälften auf.

Meine Beobachtungen bestätigen diesen Befund vollkommen, nur möchte ich als Ergänzung und nähere Bestimmung hinzufügen, dass diese globulären Formen beim Forellenkeim immer und überall beim Uebergang zur Ruhe vorkommen, und dass sie immer erst im Momente der vollkommenen Trennung der Tochterzellen, also nach vollkommener Durchschnürung des intermediären Faserbündels und niemals früher auftreten (Fig. XII). Dem entgegen steht die Ansicht der grössten Autorität auf dem Gebiete thierischer Zelltheilung, Flemming's, welcher das Passiren eines Tochterknäuels

für den einzigen Modus der Rückkehr zur Ruhe erachtet und auch analoge Beobachtungen am Echinodermenei [6]) vorführt.

Flemming stellt alle vor ihm gemachten Befunde, die sich auf die Bläschenform beziehen als Kunstproducte, als aus ungenügender Technik hervorgegangen hin. Dem habe ich, obwohl es für mich gewagt erscheinen mag, mich gegen einen solchen Forscher zu erklären, folgendes zu entgegnen.

Erstens haben Rauber und Janošik nach Flemming diese Beobachtungen gemacht, also zu einer Zeit, wo die mikroskopische Technik, namentlich in Bezug auf indirecte Kerntheilung, schon sehr entwickelt war. Dann haben sowohl die früheren als auch die späteren Beobachter mit verschiedenen Reagentien gearbeitet und doch denselben Befund gemacht. Dem liesse sich freilich entgegnen, dass alle diese Reagentien mit demselben Fehler behaftet sein könnten. Ich muss aber erwidern, dass ich ein Reagens verwendet habe, welches Flemming [13]) selbst für das beste Fixationsmittel hält. Ferner haben auch die anderen Beobachter mit von Flemming anerkannten Reagentien behandelt.

Drittens und hauptsächlichst nimmt mich Folgendes für die Naturwahrheit meiner Bilder ein: Ich kann mir nämlich nicht denken, dass ein und dasselbe Reagens, an ein und demselben Objecte, bei ein und derselben Verwendungsweise für eine Reihe von Phasen immer und immer vollendete, schärfste Fixationen der Chromatinschleifen, Fixationen von höchster Vollkommenheit, für eine andere Phase jedoch ebenso sicher und ausnahmslos schlechte, verunstaltete Kunstzustände hervorbringen soll. In allen Phasen, bis zur vollendeten Zweitheilung ist nicht eine Spur von Quellung an den Schleifen zu sehen. Die zarten Fäden erscheinen überall schön und scharf; sogar in so dichten Gruppen, wie sie nach Abschluss der Metakinese zu sehen sind, ist nicht eine einzige Verschmelzung oder Verquellung der Schleifen zu sehen und dann plötzlich sollte dasselbe Reagens so schlechte Resultate geben, von einem bestimmten Augenblick an nur unnatürliche Bilder liefern? Ich kann dies nicht annehmen und begreifen, ausser unter der Voraussetzung, dass in diesem Augenblicke im Objecte chemische Veränderungen vor sich gehen, dass die Substanz und

daher auch die Reaction des Chromatins sich ändere. Von dieser Art der Veränderung habe ich in der ganzen Literatur noch nirgends etwas wie eine Vermuthung ausgesprochen gefunden. Ich würde mich durch eine derartige Supposition mit allen Forschern auf dem Gebiete der Zelltheilung entgegenstellen. Es ist dies auch natürlich! Der ganze Vorgang der Karyokinese spricht sich überall als decidirt morphologischer aus, so dass der Gedanke an chemische Metamorphosen, an Veränderungen der Substanz nicht aufkommen konnte. Auch mir hat von jeher die ganze Phänomenenreihe der indirecten Theilung als von speciell morphologischem Charakter imponirt. Auch die ganzen bis jetzt angestellten Beobachtungsreihen sämmtlicher Autoren zeigen nicht eine Thatsache, die nothwendig einer Deutung durch chemische Metamorphose unterliegen müsste. Ich sehe mich also veranlasst, für die Furchungskugeln des Forellenkeimes meine Beobachtung, als dem natürlichen Sachverhalte entsprechend, aufrecht zu erhalten.

Ich habe mich so eingehend mit diesem Punkte beschäftigt, weil ich durch ihn glaube die Behauptung stützen zu können, dass das ganze Achromatin bei meinen Zellen in die Tochterkerne übergehe und nicht, wie von vielen Seiten angenommen wird, jenes des intermediären Bündels ausgeschaltet wird. Ich behaupte nämlich, dass die globuläre Form durch Anlagerung des zu jeder Schleife gehörigen Achromatins an diese Schleife zustande kommt. Ich folgere dies aus folgenden Thatsachen:

Erstens: Die globuläre Form tritt erst beim Verschwinden des Achromatinbündels auf. Ich sagte beim Verschwinden, obwohl ich mit vollem Rechte „mit dem Verschwinden“ sagen könnte. Denn der Zeitpunkt, in welchen diese beiden Veränderungen sich vollziehen, ist ein so eng begrenzter, dass der Causalnexus derselben sich aufdrängt. Ich habe nicht ein einziges Bild gesehen, in welchem das Intermediarbündel noch existirte, während am Kerne schon jene Gebilde aufgetreten waren. Umgekehrt habe ich niemals vollkommen abgeschnürte Zellen gesehen, in welchen diese globuläre Transformation nicht stattgefunden oder in welcher ich noch Spuren von achromatischer Substanz ausserhalb des Kernes wahrnehmen konnte.

Zweitens konnte ich die Umwandlung des Chromatins zu jenen erwähnten Gebilden in zwei verschiedenen Stadien beobachten. Ich habe Kerne gesehen, in welchen das Chromatin noch ziemlich scharf von angelagerter sehr stark lichtbrechender Substanz geschieden war. In späteren Stadien erst wird die Grenze undeutlicher. Nichtsdestoweniger konnte ich mich überzeugen, dass im ersten Falle Chromatin und Achromatin zusammen kugelige Gebilde darstellten, und dass es im zweiten Falle nicht zu einer Auflösung des Chromatins in dem Achromatin, sondern nur zu einer gleichmässigeren Vertheilung desselben komme.

Ich habe erwähnt, dass ich durch die Annahme des gänzlichen Uebergangs mit den Ansichten der übrigen Autoren in Widerspruch gerathe. Diese sondern sich in zwei Parteien. Die eine leugnet den Uebergang des Achromatins in die Tochterkerne gänzlich, die andere gibt ihn blos theilweise zu. Zur ersten Partei gehören Henneguy [8]) und La Valette St. George [26]). Henneguy spricht sich freilich nicht über das Schicksal der Spindelfasern aus, doch aus seinen Worten, dass der junge Kern sich nur aus Chromatin aufbaue, der Kernsaft (Achromatin?) aber erst allmälig hineindringe, lässt sich schliessen, dass Henneguy einen Uebergang der Spindelfasern in den Kern nicht annehme.

Umsomehr musste mich diese Angabe Henneguy's verwundern, als er den jungen Tochterkernen eine sehr grosse Lichtbrechung zuschreibt! Was soll denn wohl diese lichtbrechende Substanz sein? La Valette St. George lässt die Cytomikrosomen aus den Spindelfasern hervorgehen, mit anderen Worten, die Spindelfasern gehen in die Zellsubstanz über. (La Valette St. George, sowie Platner, auf dessen Angaben ich später einzugehen haben werde, unterscheiden die intermediären Fasern noch nicht von den übrigen, sondern sprechen kurzweg von Spindelfasern. Ich muss also ihre Angaben auf die gesammte achromatische Substanz beziehen.) Diesen erwähnten Ansichten steht Flemming [23]) entgegen, welcher ausdrücklich die „peripheren" Spindelfasern in den Kern, die „centralen" (intermediären) in die Zellsubstanz übergehen lässt. Hierzu stehe ich ferner durch Beobachtungen im Widerspruche, welche ich schon bei Beschreibung der Bilder hervorgehoben habe.

Die Autoren schliessen nämlich auf folgende Weise: Die Kernmembran ist schon ausgebildet, ein Theil der achromatischen Spindel liegt noch ausserhalb, daher können diese achromatischen Fasern nicht in den Kern aufgenommen werden und müssen ihre Metamorphosen ausserhalb desselben, im Zellprotoplasma, durchmachen. Ich schliesse umgekehrt: In meinen Objecten ist bei Durchschnürung des Intermediärbündels der Kern noch vollkommen offen, in der „Tochtersternform". Erst mit der Durchschnürung, mit dem Verschwinden desselben geht der Kern in eine abgeschlossene Form über. Ich halte daher dafür, dass auch das Intermediärbündel in den Kern aufgenommen wurde. Das wäre also ein fundamentaler Unterschied. Glücklicherweise glaube ich in Platner's[19]),[20]) Befunden die Brücke über diese Kluft gefunden zu haben. Platner lässt nämlich die achromatischen Fasern dem Nebenkerne der Hodenepithelien den Ursprung geben. Hiermit glaube ich erstens eine Beobachtung zu haben, die für meine Ansicht spricht. Der Nebenkern ist ja ein Kerngebilde, besteht aus Kernsubstanz und nimmt an der Kinese des Hauptkernes theil. Er ist gleichsam ein Theil des „Kernes" und mit dem Hauptkerne zusammen repräsentirt er uns das, was wir bei anderen Zellen den „Kern" nennen. Das Achromatin geht also nach Platner absolut nicht in das Cytoplasma über, sondern in seiner Totalität in den „Kern". Der Nebenkern ist ferner, so viel ich aus der Literatur entnehmen kann, eine Eigenthümlichkeit der Hodenzellen. Es scheint daher bei dieser Zellenart die Abspaltung eines Theiles der Kernsubstanz von dem Kerne charakteristisch zu sein. Flemming's[23]) und La Valette St. George's[26]) Befunde stammen aber ebenfalls von Hodenzellen, an welchen jedoch keine Nebenkerne vorkommen. Dagegen findet diesen beiden Beobachtern gemäss eine Abscheidung desjenigen Theiles der achromatischen Fasern statt, welcher nach Platner den Nebenkern bilden sollte.

Sollte nicht diese Abscheidung des Achromatins principiell mit der Bildung eines Nebenkerns identisch und die Auflösung im Protoplasma nur eine scheinbare sein? Unter dieser Voraussetzung wäre der Widerspruch meiner Beobachtung mit den Angaben jener Forscher gelöst. Und selbst wenn die Auflösung

wirklich stattfinden sollte, wäre ein allmäliger Uebergang von meinen Befunden zu den übrigen durch Platner's „elegante Lösung des Problems" — wie sich La Valette St. George äussert — gegeben.

Die peripheren Fasern haben sich radiär zu den Schleifen gestellt und sich auf dieselben zurückgezogen. Ebenso hat sich zu jeder Schleife ein Theil des Achromatins aus dem intermediären Bündel gesellt.

Diese drei geformten Substanzen haben sich vereinigt und so sind die globulären Formen entstanden. Von diesem Augenblicke an haben wir es erst mit wirklichen Tochterkernen zu thun, denn jetzt erst sind alle Substanzen des Kernes um den Pol vereinigt. Aber diese Substanzen bilden noch kein einheitliches Gebilde.

So viel Schleifen wir hatten, so viel Theilstücke des Kernes sind vorhanden. Ein jedes dieser Theilstücke enthält aber alle zum vollkommenen Kerne gehörigen Substanzen in dem gleichen Verhältniss wie ein vollkommener Kern in sich. Ich will diese Theilstücke daher mit dem Namen „Kernelemente" bezeichnen. Diese Kernelemente zeigen aber nichts, was man auf eine Kernmembran beziehen könnte. Die Kernelemente wachsen und vereinigen sich untereinander und geben so dem Kerne seinen Ursprung. Auch an diesem konnte ich keine achromatische Kernmembran wahrnehmen. Er bildet seiner Zusammensetzung aus einzelnen kugeligen Gebilden entsprechend, eine lappige, maulbeerartige Form aus (Fig. I). Dem Pole zugekehrt trägt er eine Einsenkung, äquatorialwärts eine Convexität. Der optische Querschnitt des Kernes in Seitenansicht ist gewöhnlich nierenförmig, manchmal jedoch ist die polare Delle so tief, dass beinahe hufeisenförmige Querschnitte entstehen. In allen Ansichten kann man seine Zusammensetzung aus den Kernelementen constatiren.

Diese documentirt sich noch in den spätesten Stadien der Entwicklung, sogar im Ruhestadium ist dieselbe erhalten. Auch ist die Ungleichheit zweier Kernseiten, der polaren und äquatorialen immer zu erkennen. Die polare Delle geht nämlich niemals ganz verloren. An sehr grossen Kernen lässt sie sich auch in polarer Ansicht erkennen, indem man bei hoher Einstellung einen Kranz von runden Kernlappen, bei tieferer jedoch nur einige

solche Gebilde im Centrum des Kranzes sich zeigen. Haben sich die Kernelemente vereinigt, so entwickelt sich das Chromatingerüst, doch ist an demselben eine stärkere Anhäufung von Chromatin an der Seite der Einsenkung zu bemerken. Es existiren also am Kerne hier thatsächlich, wie es Rabl[17]) hervorgehoben, zwei morphologisch ungleichwerthige, durch ihre Genese und Beziehungen zum Theilungspole in ihrer Ungleichheit bestimmte Kernseiten, die Polseite, nach dem Theilungspole zu gelegen, die Gegenpolseite nach der Theilungsebene gewendet. Es ist möglich, dass die Deutlichkeit dieses Gegensatzes bei den Kernen meines Objectes darauf zurückzuführen ist, dass die Theilungen sehr schnell auf einander folgen, so dass zu einer äusserlichen Verwischung der Ungleichheiten die Zeit gebricht.

Der Kern besitzt eine Axe, welche durch Pol und Gegenpol zieht. Da diese beiden Punkte jedoch ungleichwerthig sind, so ist die Axe eine heteropole. Aus der Genese des Kernes ist klar, dass die Kernelemente radiär orientirt sind. Aus ihrer Vereinigung entsteht der Kern. Da derselbe seine Gestalt nicht wesentlich verändert, so halte ich dafür, dass er auch im Ruhezustande radiär gebaut ist. Darin bestätigen mich die Auseinandersetzungen Rauber's, welcher die verschiedenen Kernformen auf radiären Typus zurückzuführen sucht, die Zeichnungen Flemming's von ruhenden Kernen in Hodenepithelien, sowie die schematischen Darstellungen Rabl's. Ich möchte den Kern daher als ein radiäres Gebilde mit einer heteropolen Axe auffassen.

Wir haben an jedem Kerne, somit auch an jeder Zelle, bestimmte Orientirungspunkte, um die Lage der Theilungsaxe und Theilungsebene der Mutterzelle, aus welcher die zu betrachtende Zelle hervorgegangen ist, bestimmen zu können.

Die Theilungsaxe lag jedenfalls in der Richtung der Kernaxe. Die Theilungsebene steht senkrecht auf der Theilungsaxe, mithin fällt sie senkrecht auf die Verlängerung der Kernaxe, auf Seite des Gegenpoles. Haben wir aber einmal die Lage der Theilungsaxe der Mutterzelle, die ich primäre Theilungsaxe nennen will, so können wir die Lage der neu auftretenden Theilungsaxe der secundären zu ihr bestimmen und hiermit zugleich das Verhältniss der aufeinanderfolgenden Theilungsebenen.

Die neuen Theilungspole sind ja schon zu einer Zeit angelegt, wo der Kern noch absolut keine Veränderungen zeigt. Die secundäre Theilungsaxe geht durch diese beiden Pole, die secundäre Theilungsebene steht senkrecht darauf. Kann ich die Lage der secundären Theilungsaxe zur primären fixiren, so ist hiermit auch die Lage der Theilungsebenen zu einander bestimmt. Ich habe nun eine bedeutende Zahl von Furchungskugeln darauf hin untersucht und habe folgendes interessante Resultat erhalten: Die Theilungspole legen sich niemals auf Pol- und Gegenpolseite, sondern immer an symmetrischen Punkten der Kernperipherie an, d. h. die Theilungsaxe einer sich theilenden Zelle fällt niemals mit der Kernaxe zusammen!

Die sich hieraus ergebenden Deductionen sind so interessant, dass ich sie an einem eigenen Schema erläutern will (Fig. XIV).

Nach dem oben über den Kern Gesagten kann ich denselben schematisch als halbkugelförmiges Gebilde darstellen. Die plane Seite entspricht dem Pole, dort ist die Einsenkung zu denken. Die convexe Seite ist der primären Theilungsebene zugewandt. Diese sei durch die Linie TT′ dargestellt. Im Kerne haben wir eine Axe PP′ mit ungleichen Polen. Durch diese Axe gehende Ebenen sind Symmetrieebenen des Kernes. Jede Ebene, die mit dieser Axe einen Winkel einschliesst, theilt den Kern asymmetrisch. Zwei symmetrische Punkte müssen also in einer solchen Lage stehen, dass sie von einer Symmetrieebene gleichweit entfernt sind; ferner müssen ihre Lothe auf die Symmetrieebene eine Gerade bilden. Es seien p . p′ zwei solche symmetrische Punkte, die Theilungspole. Die Gerade pp′ ist dann die secundäre Theilungsaxe. Diese steht also senkrecht auf der Symmetriebene SS′, also auch senkrecht auf PP′. Die secundäre Theilungsaxe steht also senkrecht auf der primären. Die secundäre Theilungsebene steht aber senkrecht auf der Theilungsaxe und halbirt die Theilungsaxe, wie man ja aus allen Seitenansichten der Sternformen ersehen kann. Sie geht also durch Pol und Gegenpol, durch die Kernaxe. Die Theilungsebene ist also eine Symmetrieebene und steht senkrecht auf der primären Theilungsebene, und wechselt

in den aufeinanderfolgenden Theilungen constant ihre Lage. O. Hertwig[7]) hat bei der Furchung des Froscheies gezeigt, dass die Lage der Theilungsebene stets so ist, dass auf beide Zellhälften gleiche Protoplasmamengen vertheilt werden, dass also organisches Gleichgewicht erzielt wird. Pfitzner[24]) stipulirt wegen der Längstheilung der Chromatinmikrosomen für die Tochterhälften des Kernes physiologische Gleichwerthigkeit, Homodynamität; hierzu gesellt sich nach obigem Befunde noch die morphologische Gleichwerthigkeit der beiden Kernhälften.

Die nächste interessante Folgerung aus dieser Thatsache ist folgende: Die Theilungsebene ist eine Symmetrieebene. Die Ungleichheit, d. h. Pol und Gegenpol, liegt nicht zu ihren Seiten, sondern die Asymmetrie kann nur in ihr selbst liegen. Der Aequator der Kernfigur ist in der Theilungsebene gelegen. Die dem Pole und Gegenpole entsprechenden Stellen liegen im Aequator; es gibt also im Aequator ungleichwerthige Punkte.

Scheinbar scheint im Aequator, also im Sterne, keine Asymmetrie vorhanden zu sein. Gesetzt den Fall, dass durch die Unordnung der Kernsubstanzen wirklich die Asymmetrie im Kerne ganz ausgeglichen worden wäre, so müssen wir doch eine organische Verbindung zwischen Zellkern und Zellsubstanz nothgedrungen annehmen. Diese nimmt dann ebenfalls an der Ungleichheit der Kernseiten Theil. Und an dieser können wir nicht diesen Ausgleich nachweisen. In der Zellsubstanz tritt denn auch deutlich die Asymmetrie hervor, indem die in der Aequatorialebene beginnende Einschnürung einseitig ansetzt. Uebrigens scheint die Asymmetrie in der Sternform doch nicht wirklich vollkommen ausgeglichen zu sein, da wir ja bei der Einschnürung des Intermediärbündels beobachten konnten, dass auch hier die Furche ungleich auftritt. In einer neueren Arbeit hat Pfitzner[27]) die continuirliche Selbstständigkeit des Kernes während der Theilung nachzuweisen versucht, welcher Ansicht sich auch Waldeyer[28]) angeschlossen hat. Auch Pfitzner sagt, dass die Theilung des Kernes durch

[27]) W. Pfitzner, Zur morphologischen Bedeutung des Zellkernes. Morpholog. Jahrb. XI, pag. 1 ff.

[28]) Waldeyer, Ueber Karyokinese. Archiv f. Anatomie und Physiologie. Physiolog. Abtheilung. Herausg. von Du Bois-Reymond. 1887, pag. 1 ff.

Einschnürung vor sich gehe und dass auch diese asymmetrisch sei. Im Aequator liegt also die Asymmetrie. Die Theilungsebene als Symmetrieebene vertheilt die ungleichwerthigen Theile gleichartig auf die Tochterzellen, was vollkommen unsere Vorstellungen von Zweck und Wesen der Karyokinese entspricht.

Zum Schlusse will ich noch die allgemeinen Theilungsverhältnisse an den Keimscheiben in Betracht ziehen. Ich habe an Serienschnitten einen guten Einblick in diese Verhältnisse gewinnen können. An Keimscheiben der früheren Stadien habe ich alle Kerne in Theilung gefunden; ich konnte nicht einen einzigen ruhenden Kern entdecken. An späteren Stadien nehmen die Theilungen progressiv im Verhältniss zu den ruhenden Kernen ab. Ich zähle an Querschnitten mit ungefähr 50 Furchungskugeln blos 4—6 karyokinetische Figuren und 2—3 Zellen, in denen die Theilungspole bereits angelegt waren. Die weitaus überwiegende Mehrzahl der Kerne befand sich im Ruhezustande.

Die jüngeren Keimscheiben zeigten mir alle Furchungskugeln in der gleichen Phase der Karyokinese. Eine Keimscheibe hatte alle Kerne im Stadium der Kernplatte, während die älteren alle nur denkbaren Phasen und Uebergänge erkennen liessen. Die erste Thatsache, so auffallend sie ist, ist doch leicht zu erklären. Da die Zellen noch nicht weit von ihrem gemeinsamen Ursprunge, dem ersten Furchungskerne entfernt sind und noch für alle Zellen die Verhältnisse ziemlich identische sind, so haben sie sich eben gleichzeitig getheilt. Daher stehen sie alle in derselben Phase. Im Einklange damit stehen zwei Beobachtungen die ich machen konnte. Die eine ist die schon erwähnte Thatsache, dass an späteren Stadien die meisten Kerne auch auf einer gleichen Stufe, im Ruhezustande zu treffen waren. Offenbar ist dieses auf zwei Momente zurückzuführen; erstens darauf, dass diese Phase länger dauert als die übrigen; zweitens, dass vom Beginne der Furchung bis zu diesem Zeitpunkt sich noch keine wesentlichen Differenzen in der Zeit des Theilungsbeginnes ergeben haben. Die zweite Beobachtung ist, dass ich an zellenreichen Keimscheiben gefunden habe, dass gewöhnlich, wo eine sich theilende Zelle zu treffen ist, auch in unmittelbarer Nachbarschaft eine zweite, in ganz demselben Stadium befindliche zu sehen ist. Die

Annahmen, dass man es hier mit Schwesterzellen zu thun habe, die sich wegen gleichen Alters und gleichen Wachsthumsbedingungen gleichzeitig theilen, liegt auf der Hand. Erst in mehreren Generationen können die Wachsthumsverhältnisse wegen der entfernten Lage der Zellen von einander, in einer Zellenfamilie so verschiedene werden, dass wir sie in verschiedenen Entwicklungsstadien antreffen.

Die grosse Anzahl der ruhenden Kerne, d. h. Kerne, welche keine Mitosen zeigen, erweckt anfänglich den Verdacht, dass neben der indirecten auch die directe Theilung vorkomme. Besonders gewinnt diese Frage an Bedeutung, wenn man die lappigen, oft zur Abschnürung hinneigenden Formen der Kerne sieht, oder wenn man auf eine Gruppe noch unvereinigter Kernelemente stösst. Ich kann jedoch auf das bestimmteste behaupten, dass eine directe Theilung nicht vorkomme. Ich habe die Kerne mehrerer Schnittreihen genau durchgeprüft und bin zu dem Resultate gekommen, dass wir es thatsächlich bei allen diesen Kernen mit wirklich ruhenden zu thun haben, die alle zu ihrer Zeit in mitotische Theilung übergegangen wären. Die Befremdlichkeit der Thatsache des Ueberwiegens einer bestimmten Phase verliert aber sehr viel, wenn man die bis jetzt gemachten Beobachtungen über Gewebsentwicklung und Regeneration damit zusammenhält. Ueberall finden wir dieses massenhafte Auftreten einer Phase gegenüber einer geringeren Zahl der anderen. Bald sieht man nichts als Mitosen, bald nichts als ruhende Kerne. An einer Stelle des Objectes gehäufte Theilungen, an einer andern keine Spur davon.

Diese Thatsache des „schubweisen Auftretens der Theilungen“ haben Flemming[31]), [32]) und seine Schüler genügend oft constatirt. Auch bei meinen Objecten ist dieses schubweise Auftreten der Theilungen vorhanden und glaube ich es aus den Alters- und Lebensbedingungen ableiten zu dürfen. Auch die bei der entzündlichen Regeneration vorkommenden Theilungsschübe lassen sich von diesem Gesichtspunkte aus erklären, da ja alle Zellen des proliferirenden Gewebstheiles derselben Noxa

[31]) Flemming, Studien zur Regeneration der Gewebe. Archiv f. mikr. Anat. XXIV, pag. 50 ff.

[32]) Flemming, Studien zur Regeneration der Gewebe. Archiv f. mikr. Anat. XXIV, pag. 371 ff.

ausgesetzt gewesen sind und in derselben Weise darauf reagiren. Ich will hier noch eine Thatsache hinzufügen, die ich an Hodenzellen gemacht habe. An Querschnittreihen durch einen Hoden des Meerschweinchens konnte ich trotz der ungeheuren Zahl der Zellen blos zwei Phasen auffinden, ruhende Kerne von lappigem Bau und segmentirte Knäuel vor der Fadenlängsspaltung. Und zwar waren diese beiden Phasen sehr scharf von einander getrennt. In allen Schläuchen mit ruhenden Kernen konnte ich nicht eine einzige Mitose finden und umgekehrt. Auch hier haben wir es also mit Theilungsschüben zu thun. Vielleicht hängt bei letzterwähntem Objecte dieser Umstand mit der Brunst zusammen.

Ich trage also gar kein Bedenken, die directe Theilung an Furchungszellen vollkommen in Abrede zu stellen. Es bliebe mir nur noch eines zu besprechen übrig, nämlich die Theilung im Parablast. Ich kann mich hier nur auf eine Angabe von Rückert[33]) beziehen, die er in einem Aufsatze über die Bildung der Keimblätter bei den Selachiern macht. Rückert kündigt zwar eine Arbeit über die Karyokinese im Parablast an, allein ich konnte dieser Arbeit nicht habhaft werden und weiss auch nicht, ob sie wirklich erschienen ist oder nicht. Dasselbe gilt für eine diesbezügliche Voraussage Henneguy's.[8]) Ich selbst habe die Parablastkerne auf ihre Theilungserscheinungen geprüft und dabei keine Abweichung von dem Theilungsmodus der Furchungskerne gefunden. Rückert behauptet, dass die Parablastkerne sich auf directem und indirectem Wege theilen könnten. Doch auch hier kann ich die directe Theilung nicht annehmen. Auch für den Parablast gilt dasselbe, was ich für die Furchungskugeln behauptet habe, das schubweise Auftreten der Theilungen, und zwar gilt dies hier in noch stärkerem Masse als beim zelligen Theil der Keimscheibe.

Ich habe nämlich eine Schnittserie untersucht, wo unter einer sehr grossen Zahl von Parablastkernen auf keinem einzigen Schnitte auch nur eine Theilung zu finden war. Andererseits habe ich Serien gesehen, wo nur Mitosen und kein einziger ruhender Kern vorhanden waren. Ich glaube daher aus denselben Gründen, wie für den zelligen Theil der Keimscheibe, auch für die Parablast-

[33]) Rückert, Zur Keimblattbildung bei den Selachiern. München, Rieger, 1885.

kerne die directe Theilung ablehnen zu dürfen. Auf Stricker's [84]) Beobachtungen an Leukocyten ist hier besonders hinzuweisen, wo die directe Theilung unbestritten vorhanden ist. Viele der übrigen Angaben haben sich im Laufe der Zeit als nicht stichhältig erwiesen.

Die wesentlichsten Resultate dieser Arbeit sind:

1. Der Kern der Furchungszellen ist ein radiäres, einaxiges, heteropoles Gebilde.

2. Die Theilungspole werden sofort getrennt angelegt. Die Theilungsaxe steht senkrecht auf der Kernaxe. Die Theilungsebenen sind Symmetrieebenen. Die aufeinanderfolgenden Theilungsebenen, ebenso wie die Theilungsaxen, stehen aufeinander senkrecht.

3. Die Chromatingebilde sind wohl ausgebildete Schleifen. Ihre Zahl beträgt 24.

4. Die Kernspindel besteht aus zweierlei achromatischen Faserbündeln, die beide aus dem Kerne stammen. Beide Antheile gehen in die Tochterkerne über.

5. Die chromatischen Tochterschleifen bilden jede mit dem zugehörigen Achromatin Kernelemente aus, durch deren Vereinigung der Tochterkern entsteht.

6. Die directe Theilung kommt weder im zelligen noch im plasmodischen Theile der Keimscheibe vor. Die Theilungen treten schubweise auf.

Literatur-Verzeichniss.

Blochmann F., Ueber Entwicklung der Neretina fluviatilis. Zeitschr. f. wissenschaftliche Zoologie. XXXVI.

Bellonci, Intorno alla cariocinesi nella segmentazione del' Ovo di Axolotl. Atti della R. Acad. dei Lincei. XIX, Serie III, Jahrg. pag. 281.

Carnoy J. B., La cytodiérèse chez les Arthropodes. La cellule, receuil de cytologie et d'histologie général. Publié par J. B. Carnoy, G. Gilson et J. Denys. Lierre et Gand, 1885, T. I, Fasc. II, pag. 141—440.

Flemming W., Zellsubstanz, Zellkern und Zelltheilung. Leipzig 1882.

— Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen. I, II, III. Arch. f. mikr. Anat. 1878, 1880, 1881 (XX).

— Neue Beiträge zur Kenntniss der Zelle. Arch. f. mikr. Anat. XXIX, pag. 389.

— Studien zur Regeneration der Gewebe. I. Arch. f. mikr. Anat. XXIV, pag. 50 ff.

[84]) S. Stricker, Beobachtungen über die Entstehung des Zellkerns. Sitzungsber. d. kais. Akademie d. Wissensch. 1877, IV. Abth., LXXV.

Flemming W., Studien zur Regeneration der Gewebe. II. Arch. f. mikr. Anat. XXIV, pag. 371 ff.

Fol H., Récherches sur la fécondation et le commencement de l'hénogenie chez divers animaux. Memoires de la société de physiologie et d'histoires naturelles de Génève. 1879, XXVI.

Henneguy C., Divisions des cellules embryonaires chez les Vertébrés. Comptes rendus. 1882.

Hertwig O., Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. I, II, III. Morph. Jahrb. I, III, IV.

— Welchen Einfluss übt die Schwerkraft auf die Theilung der Zellen? Jena 1884.

Janošik, Partielle Furchung bei den Knochenfischen. Arch. f. mikr. Anat. XXIV, pag. 472.

La Valette St. George, Spermatologische Beiträge. IV. Arch. f. mikr. Anat. XXVII.

Mecznikoff E., Embryologie von Planaria polychroa. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. XXXVIII.

Pfitzner W., Ueber den feineren Bau der bei der Zelltheilung auftretenden fadenförmigen Differenzirung des Zellkerns. Morph. Jahrb. VII.

— Beiträge zur Lehre vom Bau des Zellkerns und seiner Theilungserscheinungen. Arch. f. mikr. Anat. XXII, pag. 616 ff.

— Zur morphologischen Bedeutung des Zellkerns. Morph. Jahrb. XI.

Platner, Zur Bildung der Geschlechtsproducte bei den Pulmonaten. I u. II. Arch. f. mikr. Anat. XXVI, pag. 343 ff. u. 399 ff.

— Ueber die Befruchtung von Arion empiricorum. Arch. f. mikr. Anat. XXVII, pag. 32 ff.

Rauber, Neue Grundlegungen zur Kenntniss der Zelle. Morph. Jahrb. 1882.

Rabl C., Ueber Zelltheilung. Morph. Jahrb. X.

Retzius, Studien über Zellentheilung. Biolog. Untersuchungen. Stockholm und Leipzig 1881.

Rückert, Zur Keimblattbildung bei den Selachiern. München 1885.

Schenk S. L., Entwicklungsvorgänge im Eichen von Serpula nach der künstlichen Befruchtung. Sitzungsber. d. kais. Akademie d. Wissensch. LXX, III. Abth., Wien 1874.

Scheider, Untersuchungen über Platyhelminthen. Jahrb. d. Oberhessischen Gesellschaft für Natur- u. Heilkunde. 1873.

Selenka E., Zoologische Untersuchungen. Leipzig 1878.

Strasburger, Zellbildung und Zelltheilung. Jena 1875.

— Die Controversen der indirecten Kerntheilung. Arch. f. mikr. Anat. XXIII.

— Ueber den Theilungsvorgang der Zellkerne und das Verhältniss der Kerntheilung zur Zelltheilung. Arch. f. mikr. Anat. 1881.

Stricker S., Beobachtungen über die Entstehung des Zellkerns. Sitzungsber. d. kais. Akademie d. Wissensch. III. Abth. Wien 1877.

Waldeyer, Ueber Karyokinese. Arch. f. Anat. u. Physiologie. Physiol. Abth. Herausgegeben von Du Bois-Reymond. 1887, pag. 1 ff.

v. Wiedersperg, Beiträge zur Entwicklung der Samenfäden. Arch. f. mikr. Anat. XXV, pag. 113.

Erklärung der Abbildungen.

Sämmtliche Zeichnungen sind bei Reichert's homog. Immersion $^1/_{20}$" und Ocular III, unter Abbé'scher Beleuchtung, gemacht.

Fig. 1. Ruhende Zelle. Maulbeerförmiger Kern.

Fig. 2. Die übereinanderliegenden Strahlungen in einer Zelle. Jede Strahlung bei verschiedener Einstellung gezeichnet (schematisch).

Fig. 3. Bipolare Anlage des Asters. Theilungspole. P = Kernpol.

Fig. 4. Knäuelstadium. Pf = Polfeld.

Fig. 5. Aequatorialstern von der Seite gesehen.

Fig. 6. Desgleichen in polarer und halbpolarer Ansicht. (Farbenbild des Beleuchtungsapparates.)

Fig. 7. Metakinesis. Aequatorialplatte Flemming's. (Farbenbild des Beleuchtungsapparates.)

Fig. 8. Metakinesis. Verengerung der Schleifen.

Fig. 9. Metakinesis. Retraction der peripheren Spindelfasern. pr = Periphere radiärgerichtete sich zurückziehende Spindelfasern.

Fig. 10. Sternform der Tochterkerne. Intermediärbündel.

Fig. 11. Sternform der Tochterkerne. Doppelkegelbündel.

Fig. 12. Abschnürung. Auftreten der Kernelemente.

Fig. 13. Junge Tochterzelle mit monocentrischer Strahlung.

Fig. 14. Schema der Theilungsrichtungen. P = Pol, P' = Gegenpol, pp' = = Theilungspole. TT' = primäre Theilungsebene, SS' = Symmetrieebene secundäre Theilungsebene.

Nachtrag.

Mit Hilfe eines mir zur Verfügung gestellten neuen Reichert-schen Objectivs, war ich in der Lage an den Sternen der Fig. VI, sowie an anderen Sternen, die Pfitzner'schen Körner zu sehen. Sie haben vollkommene Kugelform, sind scharf voneinander geschieden und durchwegs gleich gross. Ich schätze ihre Zahl in einer Schleife auf ungefähr 20—30.

Wir berichtigen die unter der Ueberschrift dieser Abhandlung befindliche Angabe, dass hiezu Tafel X gehöre, dahin, dass die Tafeln IX und X hiezu bestimmt sind.

VII.

Ueber einige Verklebungen im Gebiete des Kehlkopfes des Embryos.

Von

Dr. Feruccio Putelli aus Venedig.

(Aus dem Laboratorium des Prof. Schenk in Wien.)

(Am 17. November 1888 von der Redaction übernommen.)

Im Embryonalleben zeigen sich beim Wirbelthiere eine Reihe von normalen Vorgängen, welche im extraembryonalen Leben nur unter besonderen Verhältnissen auftreten. Von diesen Verschiedenheiten des Wachsthums will ich hier nur die Verklebungen berücksichtigen, welche normaler Weise im Embryonalleben vorkommen, und deren etwaige Ueberreste als angeborene Anomalien angesehen werden. Verklebungen unter normalen Bedingungen kommen an jenen Stellen regelmässig vor, wo sich mit Epithel überkleidete Gebilde berühren. Solche Stellen können gleich vom Anfang an derart gelagert sein, dass sich die berührenden Epithelialflächen vereinigen, bald darauf schwinden und die mesoblastische Unterlage der berührenden Stücke tritt mit einander in Verbindung und bildet ein gemeinsames Zusammenhängen des Ganzen. Ich erinnere hier an den Vorgang, wie er bei den Kiemenbögen höherer Wirbelthiere sich manifestirt, wo man das Schwinden der Zwischenkiemenspalten beobachtet, an denen man den ebengebildeten Process der Vereinigung der Kiemenbögen an Durchschnitten studirt. Bei diesem Processe sieht man in den späteren

Stadien der Entwicklung keine, oder nur ausnahmsweise bei pathologischen Bildungsvorgängen, von epithelialen Resten bekleidete Stellen. Anomalien von angeborenen Verklebungen, welche nur in seltenen Fällen zu beobachten sind und deren Vorhandensein im Embryonalleben nicht zur Norm gehört, wollen wir hier nicht näher erörtern, als solche sei beispielsweise an die theilweise Verklebung von grossen Schamlippen gedacht.

Die bisher bekannten epithelialen Verklebungen kommen regelmässig zu Stande durch eine Annäherung von mit Epithelien bedeckten Oberflächen, besonders an jenen Stellen, wo eine Vermehrung der Epithelzellen durch Bildung mehrerer über einander liegenden Schichten vorkommt. Dort, wo nur etwa eine Schichte von cylindrischen Epithelien sich bildet und bleibt, ist meines Wissens bisher keine vorübergehende epitheliale Verklebung während des Embryonallebens beobachtet worden. Zu den bisher bekannten epithelialen Verklebungen, welche regelmässig auftreten, ist jene der Augenlider, deren Formation und Auflösung vielfach in letzter Zeit studirt wurde. Bischoff[1]), Arnold[2]), Ammon[3]), Donders[4]), Schweigger-Seidel[5]), Kölliker[6]), Grefberg[7]).

Die Augenlider treten anfangs als schmale Leisten an der oberen und unteren Circumferenz vor dem Augapfel auf, nähern sich aneinander und verkleben, bevor es zur Ausbildung von Drüsen

---

[1]) Bischoff, Entwicklungsgeschichte der Säugethiere und des Menschen. Leipzig 1842.

[2]) Arnold, Untersuchungen über das Auge des Menschen.

[3]) Ammon, Die Entwicklungsgeschichte des menschlichen Auges. Archiv für Ophthalmologie. Herausgegeben von Arlt, Donders, Gräfe. Berlin 1858, IV. Bd., I. Abth.

[4]) Donders, Untersuchungen über die Entwicklung und den Wechsel der Cilien. Archiv f. Ophthalmologie. Herausgegeben von Arlt, Donders und Gräfe. IV. Bd., pag. 280.

[5]) Schweigger-Seidel, Archiv f. path. Anatomie u. Physiol. u. f. klin. Med. Herausgegeben von Virchow. Bd. XXXVII, pag. 228.

[6]) Kölliker, Entwicklungsgeschichte der Menschen und höheren Thiere. II. Hälfte, pag. 699.

[7]) Grefberg, Zur Lehre über die Entwicklung der Meibom'schen Drüsen. Mittheilungen aus dem embryologischen Institute der k. k. Universität in Wien. 1881, II. Bd., 2. Heft, pag. 105.

und Haaren am Lidrande kommt. Interessant ist die Verschiedenheit der Verklebung am äusseren Ohre, auf welche Urbantschitsch[1]) besonders näher einging, und wobei er nachweisen konnte, dass die Verklebung, beziehungsweise der Ort, wo dieselbe stattfindet, auch in einem gewissen Zusammenhange mit der künftigen Formation des äusseren Ohres theilweise in Verbindung steht und mancher Rasse eigenthümlich ist. Die verschiedenartigen anderen Vorkommnisse dieser Art übergehen wir, wie die am Präputium u. s. w., und schreiten an die Beschreibung ähnlicher Vorgänge, wie sie im Kehlkopfe vorkommen.

Die Verklebung des Kehlkopfes in den ersten Perioden des Embryonallebens wurde zuerst von Roth[2]) constatirt. Die Ergebnisse seiner Studien sind folgende: Die Verklebung des Kehlkopfes ist eine primäre, der Aditus ad laryngem, so auch der Larynx ist bereits in der ersten Anlage verklebt. Die Verklebungsmasse ist eine epitheliale, theilweise aus den Elementen des äusseren Keimblattes, theilweise aus den Elementen des Darmdrüsenblattes gebildet. Die Verkittungsmasse kann man als den Rest jener Zellen betrachten, welche die epitheliale Scheidewand zwischen Vorderdarm und Mundrachenbucht bildeten. Die Verklebung beschränkt sich nicht allein auf den Aditus ad laryngem, sondern in die Tiefe hinunter ragt bis sie unterhalb des Gebietes der Stimmbänder. Kölliker bestätigte die Verklebung im Gebiete des Kehlkopfes.

Gegen die Ansicht Roth's, dass diese Verklebung nicht als eine secundäre, sondern als eine primäre und als Rest der ursprünglichen Trennungswand zwischen Mundhöhle und Vorderarm zu betrachten sei, bemerkt Kölliker[3]), dass diese Scheidewand oder die Rachenhaut bei Sängern am Schädel dicht hinter der Hypophysistasche und ventral am ersten Kiemenbogen erheblich

[1]) Urbantschitsch, Das Lumen des äusseren Gehörganges bei Embryonen und Neugeborenen. Mittheilungen aus dem embryologischen Institute der k. k. Universität in Wien. 1878, II. Heft, pag. 131.

[2]) Roth, Der Kehldeckel und die Stimmritze im Embryo, nebst einigen Bemerkungen über die Entwicklung der Schleimdrüsen. Mittheilungen aus dem embryologischen Institute der k. k. Universität in Wien. 1878, II. Heft, pag. 145 u. f.

[3]) Kölliker, Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. 1879, pag. 868.

vor der Anlage der Schilddrüse ihre Lage hat und somit schon gegen die Kiemenspalten ganz dem Vorderdarme angehört.

Bei dem Studium über Entwicklungsvorgänge am Kehlkopf der Sänger ergaben sich ausser der angeführten epithelialen Verklebung von Roth noch eine ganze Reihe von solchen als Verklebung zusammenhängenden Epithelien an mehreren Stellen. Ist im Kehlkopfe das wahre und falsche Stimmband bereits angelegt, und der Sinus Morgagni bei den Thieren, welche einen solchen besitzen, durch seine Vertiefung an Frontalschnitten kenntlich, so zeigt sich alsbald, dass im Gebiete der tiefsten Stellen der Tasche die Epithelien sich stark vermehren, so dass eine Verdickung derselben deutlich hervortritt.

Zu meiner Untersuchung verwendete ich Embryonen vom Hunde, bei denen die Morgagni'sche Tasche ziemlich gut ausgebildet ist. Die Körperlänge der Embryonen betrug zwischen 11 und 14 Cm. Sie wurden in passender Weise durch verdünnte Chromsäure gehärtet und dann in der bekannten Weise in Frontalschnitte zerlegt. Es fiel mir in erster Linie auf, dass in der Tiefe der Morgagni'schen Tasche, wie aus den Schnitten ersichtlich war, die Epithellagen, welche ziemlich verdickt sind und mit einander derart zusammenhängen, dass eine Trennungscontour zwischen demselben nicht sichtbar war. Wenn auch die Verklebung nicht auf die ganze Oberfläche der Wandungen der Morgagni'schen Tasche auszudehnen war, so zeigt es sich doch deutlich genug, dass ein grosser Theil des innersten Abschnittes an dieser Verklebung participirte.

In vorgerückteren Stadien wurden zuweilen Reste mehr im vorderen und hinteren Abschnitte im Sinus Morgagni beobachtet, wo die Wände in der Tiefe noch theilweise zusammenhängen. Die Verklebung, wie sie auch hier vorliegt, kann nicht als eine Folge der ersten von Roth beschriebenen angesehen werden, da es sich zeigte, dass die Verklebung im Gebiete des Kehlkopfes noch vor der Ausbildung der Morgagni'schen Tasche und der Stimmbänder vollständig aufgehoben wurde. Dieselbe ist demnach höchst wahrscheinlich erst dadurch zu Stande gekommen, dass die mit Epithel überzogenen Wandungen der Morgagni'schen Tasche mit einander in Berührung kamen und verklebten. Die

Aufhebung dieser Verklebung wird nach der deutlichen Ausbildung der Drüsen des Sinus beobachtet. Es ist vielleicht möglich, dass bei einem etwaigen Beginnen der Drüsensecretion auch ein Moment möglicherweise dabei vorhanden ist, wo die oberflächlichen Epithelialgebilde der verklebten Wandungen gelockert werden, die Zwischensubstanz zwischen den Epithelzellen erweicht wird und dabei die Wandungen von einander gelockert und freigehalten werden.

Dass die Verklebungen in der Weise entstehen, wie ich die Vorstellung über die Verklebung in der Morgagni'schen Tasche gewonnen habe, geht aus den Beobachtungen hervor, welche ich an der Ausbildung des Kehldeckels beobachten konnte. Der Kehldeckel ist beim Embryo stets in mehr verticaler Stellung, nur beim Erlangen einer gewissen Grösse ist derselbe unter einem schwachen Winkel zur Ebene, die durch den Aditus ad laryngem in frontaler Richtung gelegt ist, geneigt. Wenn der Kehldeckel diese Stellung erlangt hat, so ist demselben die Gelegenheit geboten, mit einigen umgebenden Oberflächen der Schleimhäute in Berührung zu kommen. Da wahrscheinlich diese Stellung desselben längere Zeit persistirt, so ist auch die Gelegenheit vorhanden, dass an den Berührungsstellen zwischen der Schleimhaut der Epiglottis mit der Umgebung eine epitheliale Verklebung möglich wird. Als solche fand ich eine Verklebung in dem sogenannten Sinus aryoepiglot. inf. Sie tritt gleichzeitig mit der Verklebung in der Morgagni'schen Tasche auf. Es scheint also während dieser Zeit der Entwicklung der Kehldeckel in seiner Stellung längere Zeit zu persistiren, was auf die nicht ausgebildete Action der Musculatur für die Bewegung des Kehldeckels zurückzuführen ist. Bei denjenigen Thieren, welche keinen Sinus Morgagni besitzen, kann allerdings von einer Verklebung desselben, respective einer grösseren Zellanhäufung nicht die Rede sein, wie ich mich an Kehlköpfen der Embryonen von Rindern, Schafen überzeugen konnte. Die Verklebung des Kehldeckels mit umgebenden Stellen der Schleimhaut dagegen ist wiederholt zu beobachten. Die Verklebungen an den verschiedensten Schleimhautbuchten sind nicht immer sehr intensiv aneinanderhaftend, sondern zuweilen findet man dieselben nur als sehr lockere, und es gibt Fälle, welche klar darlegen, dass in der Umgebung des Kehlkopfes und der benachbarten Pharynx-

wand die Buchtung, welche zwischen den Schleimhäuten gebildet werden, durch die oberflächlich abgerissenen Epithellagen ausgefüllt werden. Durch eine solche Ausfüllung von Zellen ist die Bucht scheinbar verklebt. Jedoch konnte ich mich überzeugen, dass man mit Leichtigkeit an Kehlköpfen von ungefähr 90 Cm. langen Rindsembryonen mit dem Finger bei freiem Auge aus den seitlichen Buchten zwischen Kehlkopf und Pharynx die gehäuften Massen von Epithelien auf der Schleimhautoberfläche wegwischen konnte. Solche Epithelialanhäufungen in den Buchten sind gewöhnlich nicht auf so lange Strecken an der Schleimhautoberfläche ausgebreitet, wie dies bei den beschriebenen Verklebungen zu beobachten war. Von allen diesen Verklebungen, welche ich auf Schnitten am gehärteten Präparate zur Beobachtung bekam, bin ich wohl nicht in der Lage, über die Festigkeit des Zusammenhanges der Schleimhautfläche eine Darstellung zu geben, indem ich über den Widerstand, welchen solche Verklebungen bei einer Trennung bieten, keine Versuche wegen der Kleinheit der Objecte anstellen konnte. Bedenkt man aber, dass die verschiedenartigen Manipulationen, welche mit solch kleinen Objecten durchgemacht werden, bald geeignet sein können, lockere Verbindungen zu trennen, so scheint es, dass ein relativ grösserer Widerstand nothwendig sein muss, um die von mir angeführten Verklebungen am Kehlkopfe zu trennen.

VIII.

Methode zur Herstellung von Serienschnitten von in Celloidin eingebetteten Stücken.

Von

Dr. Ignazio Dionisio aus Turin.

(Aus dem Laboratorium des Prof. Schenk in Wien.)

(Am 21. December 1888 von der Redaction übernommen.)

Einen wesentlichen Fortschritt in der Technik zur Herstellung mikroskopischer Präparate, welche zur Kenntniss der topographischen Verhältnisse der untersuchten Objecte wesentlich beitragen, bilden die Methoden zur Bereitung von Serienschnitten. Dieselben wurden vorzugsweise an Untersuchungsobjecten geübt, welche mit Paraffin eingebettet wurden und in der bekannten Weise auf den Objectträger hergerichtet, mit verschiedenen Medien angeklebt. Die Lage der Präparate war dadurch fixirt und wenn durch die Anwendung passender Reagentien zur Weiterbehandlung die Schnitte in ihrer Lage verbleiben konnten, erreichte man das Resultat, über in Serien geordnete Präparate verfügen zn können. Diese Methode ging von der zoologischen Station Dohrn's in Neapel aus und erlitt bei ihrer weiteren Verbreitung eine Reihe von passenden Modificationen, welche dem Geübten genügend bekannt sind. Nun trat an die Stelle des Paraffins als Einbettungsmasse das Celloidin. Mit dieser Aenderung in der Technik, welche manche Vortheile bietet, wurde mehrfach die Bereitung von Serienschnitten versucht.

Eine Reihe von Schwierigkeiten, welche sich hier in den Weg stellten, veranlassten es, dass die Durchführung derselben nicht leicht verallgemeinert werden konnte. Wenn man auch das Präparat in toto färbte, so war dies doch nur bei kleineren Objecten gut möglich, während die grösseren nur nach längerer Zeit oder zuweilen auch gar nicht durchgefärbt werden konnten, so man die Celloidinmethode in Anwendung bringen wollte.

Das Uebertragen der Durchschnitte, wie sie aufeinander folgen in nebeneinanderliegende Gefässe mit den bezüglichen Flüssigkeiten einzeln, wie man sie vom Messer bekam, ist begreiflicher Weise umständlich und nicht ohne Schwierigkeiten und Zeitverlust durchzuführen. Die Nothwendigkeit zur Feststellung einer Methode die Bereitung von Präparaten, welche die Serienschnitte enthalten, sowohl für histologische als auch für embryologische Zwecke verwendbar zu machen, stellte sich bald heraus; und dies umsomehr, als man hierbei auch Rücksicht nehmen musste, mehrere Färbungen miteinander zu vereinen, oder bestimmte Entfärbungen an den Präparaten durchzuführen. Die Berücksichtigung der theilweise erwähnten und zum guten Theile der hier nicht erwähnten Schwierigkeiten, veranlasste schon früher manche Autoren, einige Methoden anzugeben, welche bei der Herstellung von Schnittpräparaten in Serien verwendbar wurden. Um aus in Celloidin eingebetteten Stücken Serienpräparate herzustellen, gab in jüngster Zeit Apathy[1]) eine Methode an, welche wohl zu einem guten Resultate führte, jedoch aber an einen beträchtlichen Grad von Fertigkeit des Präparators appellirt. Die Schnitte, wie sie aufeinander folgen, werden zuerst in Oel auf Papier aufgehangen, von dem Papier auf einen Objectträger übertragen, wo sie durch das Umlegen des Papiers mit den Präparaten auf die Glasfläche in umgekehrter Richtung zu liegen kommen und durch die Entfernung des Oels mit Papierbauschen bei einem schwachen Druck auf die Präparate werden dieselben auf der Glasplatte fixirt und können so eingeschlossen werden. Fällt bei dieser Procedur das eine oder das andere Präparat weg, so kann man es nachträglich in die Serie an den entsprechenden Platz eintragen. Es muss hier er-

[1]) Apathy, Mittheilungen der zool. Station in Neapel, 1888.

wähnt werden, dass diese Methode gut durchführbar ist, jedoch die Geschicklichkeit des Präparators kann ihr erst in vollem Masse zur Würdigung verhelfen.

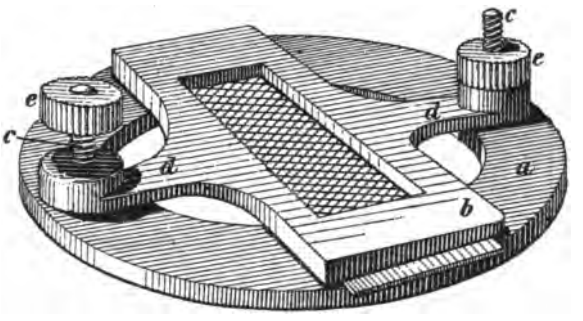
Die übrigen Methoden gehen nicht weit von der ursprünglichen Art, Serienschnitte zu bereiten, ab und beschränken sich nur darauf, dass man die einzelnen Schnitte geordnet in der schonendsten Weise nebeneinander aufträgt.

Der Methode, welche ich hier zu empfehlen versuche, liegt folgender einfacher Versuch zugrunde. Bringt man die Schnitte in irgend einer beliebigen Anzahl auf einen Objectträger und legt, statt selbe auf dem Objectträger anzukleben, über dieselben ein Sieb aus Metall oder aus einem Glasgewebe und sorgt dafür, dass das Siebgeflecht passend über den Präparaten befestigt wird, so kann man mit diesen die verschiedensten Proceduren, welche zur Herstellung der Serienpräparate nothwendig sind, durchmachen, ohne dass den Präparaten irgend was geschieht, noch werden dieselben aus ihrer ursprünglichen Lage auf dem Objectträger verschoben. Die Maschenräume des Siebgeflechtes können entsprechend der Grösse der Präparate gewählt werden. Damit wird erreicht, dass die Präparate fixirt werden und durch die Maschenräume nicht durchfallen können. Die Metallsiebe in entsprechende Stücke geschnitten, welche ich bisher verwendete, waren verzinnt und dürfte es sich zweckmässiger gestalten, dieselben vernickelt zu wählen. Um eine passende Form zu haben, die Präparate geordnet zu erhalten und dieselben in die verschiedenen Lösungen zu bringen, machte ich mir eine Vorrichtung in folgender Form:

Mein Apparat (Fig. 1) besteht aus einem metallenen Kreisringe (*a*), über dem ein viereckiger Rahmen (*b*) zu liegen kommt. Der untere Kreisring trägt zwei solide Säulen, an deren oberem Ende Schraubentouren (*c*) angebracht sind. Der obere Rahmen besitzt seitlich zwei Arme (*d*), welche an ihrem Ende so durchbohrt sind, dass sie über die Säulen (*c*) des unteren Kreises passend gehoben werden können. Diese beiden Säulen des unteren Kreisringes müssen hoch genug sein, um zum Fassen des Apparates beim Gebrauche zu dienen. Es werden nun die Schnitte, sobald sie vom Messer genommen, in passende Reihen auf den Objectträger gebracht. Hierauf wird das gewählte siebartige Gefüge aus Metall

durch schwachen Eindruck mit dem Daumen auf der Mitte desselben hohl gebogen. Die Convexität des Siebes kommt über die Präparate, Objectträger sammt Sieb und Präparaten werden zwischen den Kreisring und den Rahmen gebracht, welche mittelst der Schraubenringe (*c*) so gestellt sind, dass sie durch eine durch das Centrum des Kreisringe gedachte Achse nicht gedreht werden können. Damit aber eine jede Verschiebung des Kreisringes und des Rahmens von einander nach oben verhindert werde, sind die erwähnten zwei Ringe mit Schraubenmuttern an den Säulen des ersten Kreisringes anzubringen und so lange nach abwärts zu drehen, bis die beiden einander zugekehrten Flächen des Kreis-

Fig. 1.



ringes und des Rahmens den Objectträger mit seinem Siebe befestigen.

Will man zur gleichen Zeit eine grössere Anzahl von Serienpräparaten herstellen, so kann man zwischen den Kreisring und Rahmen passend andere Rähmchen von gleicher Grösse einschieben und zwischen dieselben Objectträger mit Serienpräparaten vom Gitter bedeckt, einfügen; oder man wählt noch überdies mehrere Apparate und ist dadurch in der Lage, eine grössere Zahl von Serienpräparaten gleichzeitig anzufertigen. Die so geordneten Präparate können alle Proceduren durchmachen, welche bei der Färbung und Herrichtung von Präparaten durchgeführt werden. Nur ist zu beachten, dass diejenigen Reagentien nicht angewendet werden können, welche das Metall unserer Vorrichtung anzugreifen im

Stande sind. Wenn nun endlich die Präparate durchsichtig gemacht wurden und man selbe in Canadabalsam oder Damarlack einschliessen will, so hat man den Kreisring und Rahmen von einander zu entfernen, das Siebgeflechte von den Präparaten abzuheben; das letztere geschieht einzig und allein aus dem Grunde sehr leicht, weil die Adhäsionsfläche der Präparate am Objectträger eine grössere als am Gittergeflechte ist. Die Präparate sind nach der Durchführung aller Proceduren genau in derselben Lage verblieben, in welcher sie zuerst geordnet wurden und haften so fest am Objectträger, was durch das Aufdrücken von Fliesspapierbäuschen, um das Nelkenöl, Creosot oder andere Flüssigkeiten zu entfernen, in noch höherem Grade hervortritt, dass sie mit Canadabalsam eingeschlossen werden können. Zweckmässig ist es noch früher, bevor man den Objectträger mit den Präparaten aus dem Apparate entfernt, mit den Fliesspapierbäuschen die Flüssigkeit, welche die Präparate durchsichtig zu machen hat, sorgfältig an der oberen Fläche des Siebgeflechtes aufzunehmen.

Von der unteren Fläche des Objectträgers können die Präparate jedesmal während der verschiedensten Proceduren beobachtet werden, ob selbe etwa genügend gefärbt oder entfärbt sind, ob sie den entsprechenden Grad von Durchsichtigkeit besitzen etc.

Mit Hilfe dieser Vorrichtung [1]) waren wir in der Lage, sowohl von embryologischen als auch histologischen Präparaten Serienschnitte zu machen, welche nach jeder Richtung zufrieden stellten. Besonders geeignet war diese Methode zur Herstellung von Serienschnitten vom Rückenmark und Gehirn (von Thieren), an denen die Pál'sche Methode der Färbung durchgeführt worden ist. Die genügende Entfärbung konnte von der unteren Fläche des Objectträgers genügend abgelesen werden.

[1]) Der Apparat ist bei Herrn Rud. Siebert, k. k. Hoflieferanten in Wien, VIII. Bez., Alserstrasse 19, vorräthig.

Druck von Gottlieb Gistel & Comp. in Wien, I. Augustinerstrasse 12.

V... von Alfred Holder, k. k. Hof- u. Univers...

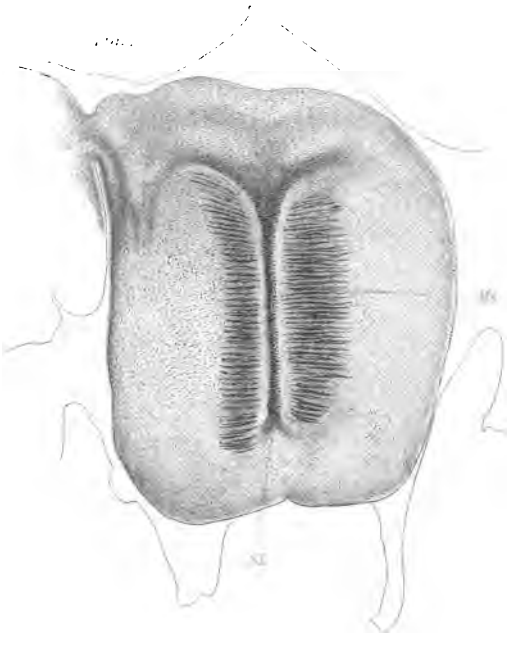


Fig. 4.

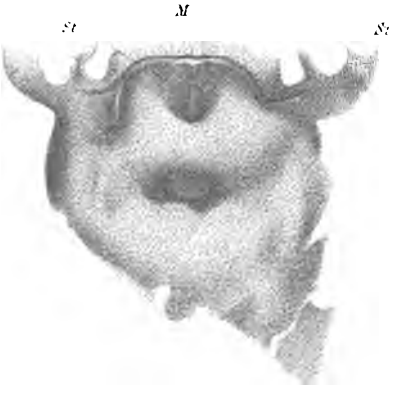
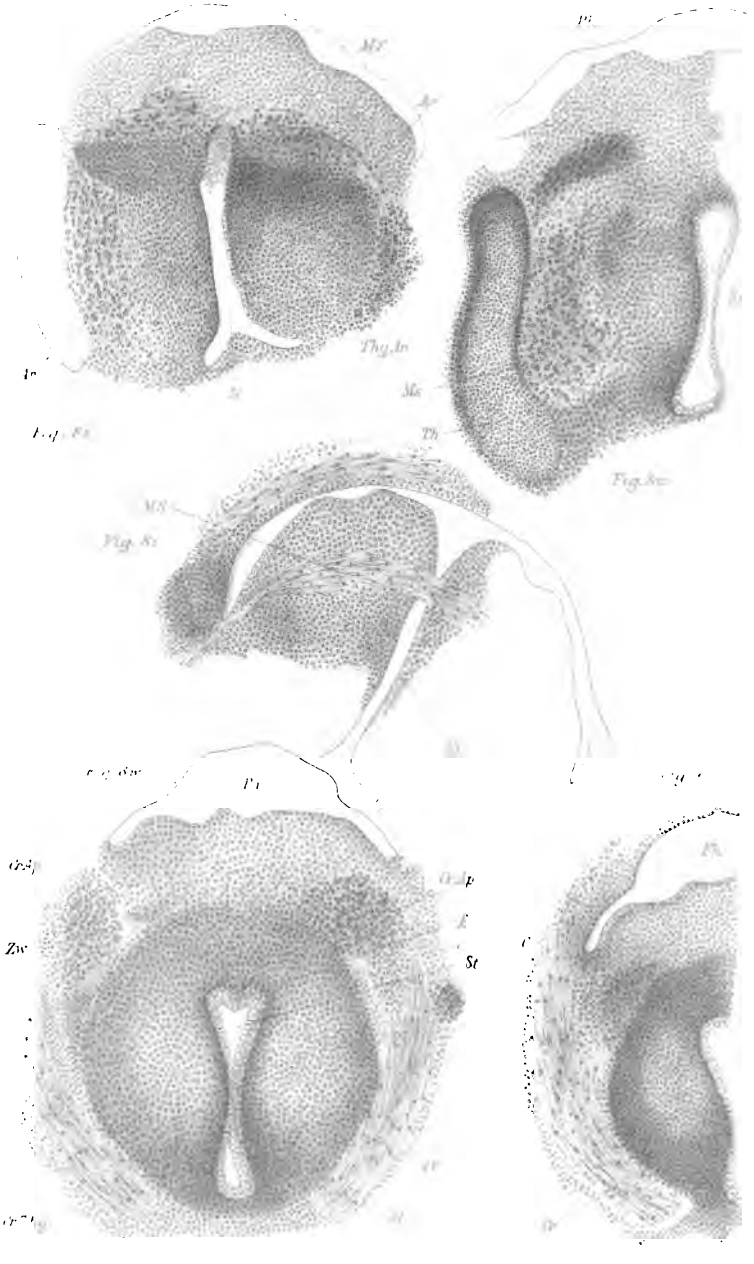
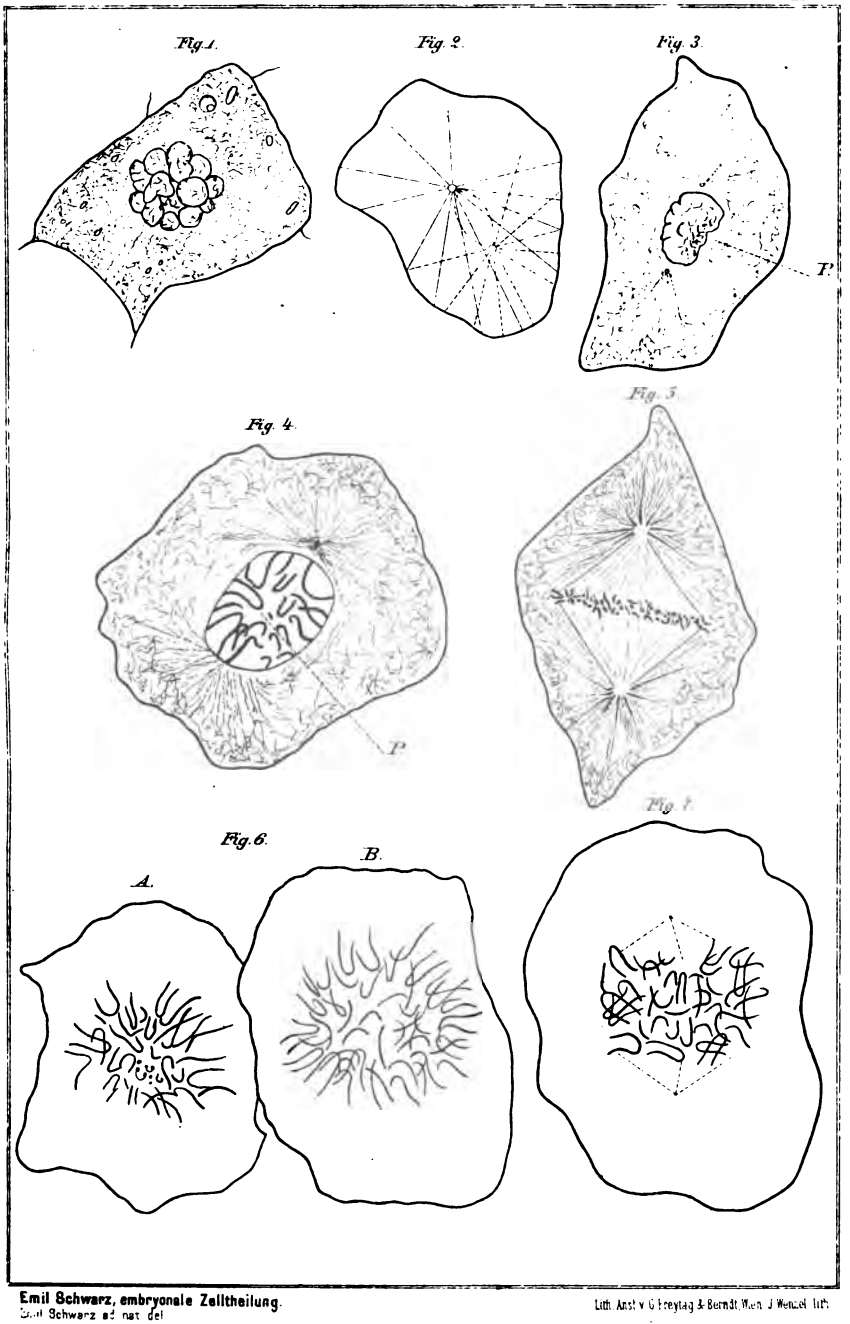


Fig. 5.

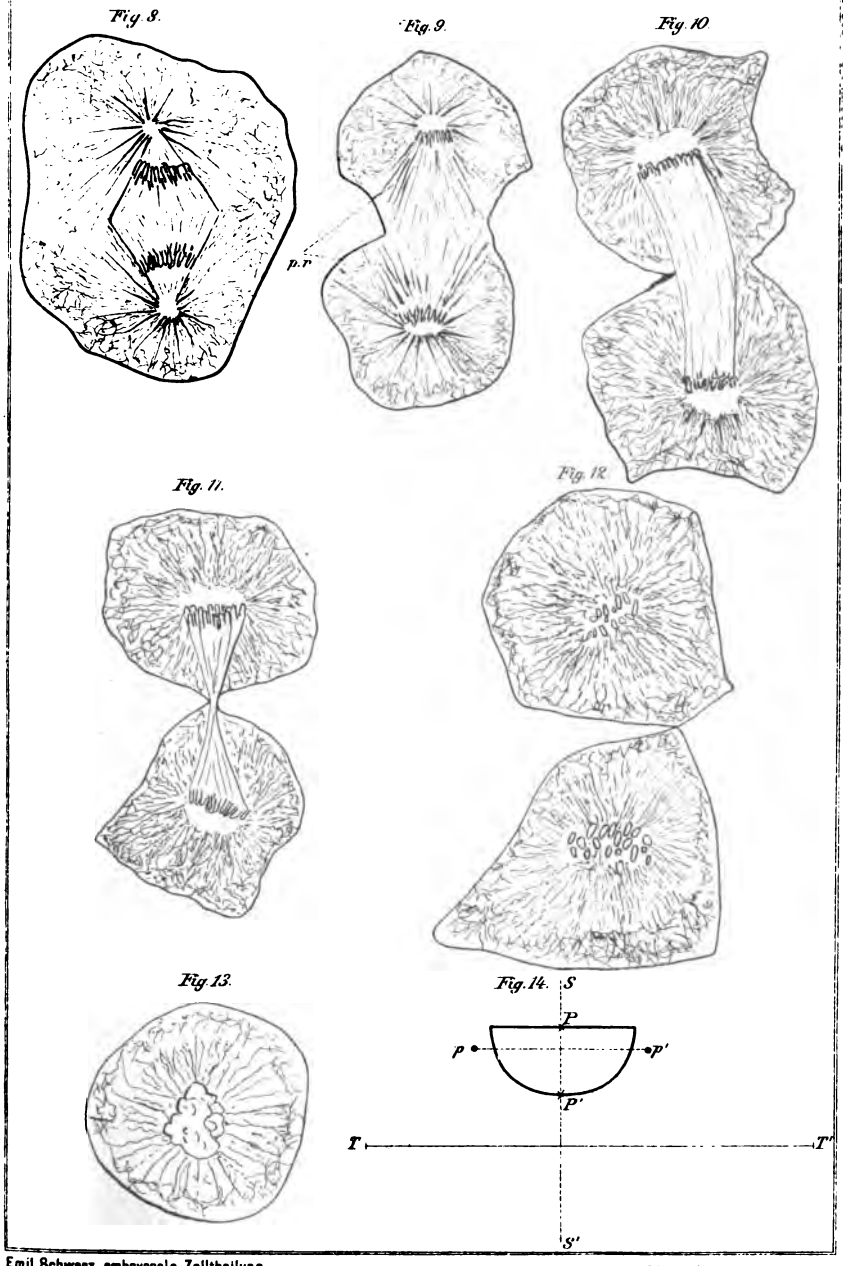

Thy.An
Ms
Th
Fig.8v
MS
Fig.8i
Zw
St



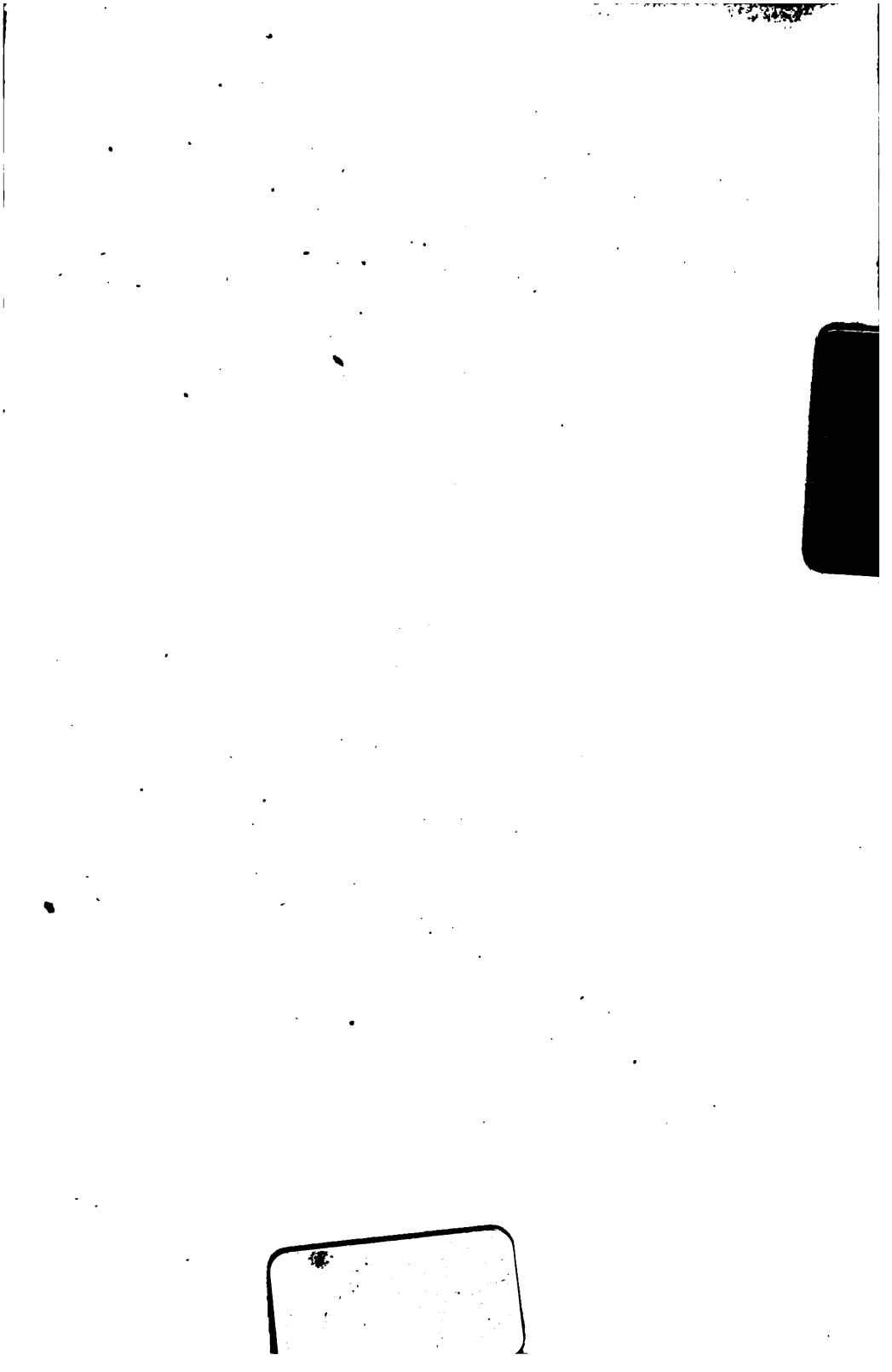
Emil Schwarz, embryonale Zelltheilung.
Emil Schwarz ad nat. del

Lith. Anst. v. C. Freytag & Berndt, Wien. J. Wenzel, lith.

Verlag von Alfred Hölder k.k.Hof-u.Universitäts-Buchhändler in Wien.



Emil Schwarz, embryonale Zelltheilung.
Emil Schwarz ad nat. del

Lith. Anst v. G. Freytag & Berndt Wien. J. Wenzel lith.

Verlag von Alfred Hölder k.k. Hof-u. Universitäts-Buchhändler in Wien.